

NOTE TO USERS

This reproduction is the best copy available.

UMI[®]

**LES EFFETS DU CLIMAT, DE LA DENSITÉ ET DE LA PRÉDATION
SUR LA DYNAMIQUE DE POPULATION DU MOUFLON D'AMÉRIQUE
(*OVIS CANADENSIS*)**

par

Aurélie Bourbeau-Lemieux

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
De l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Décembre 2009



Library and Archives
Canada

Published Heritage
Branch

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Direction du
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file *Votre référence*
ISBN: 978-0-494-61465-5
Our file *Notre référence*
ISBN: 978-0-494-61465-5

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

■ ■ ■
Canada

Le 16 décembre 2009

*le jury a accepté le mémoire de Madame Aurélie Bourbeau-Lemieux
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marco Festa-Bianchet
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeure Fanie Pelletier
Codirectrice de recherche
Département de biologie

Professeur Marc Bélisle
Membre
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Président rapporteur
Département de biologie

À mes parents

SOMMAIRE

La dynamique des populations est étudiée depuis plusieurs décennies, et il existe plusieurs démonstrations empiriques des processus densité-dépendants, notamment sur les populations de grands herbivores. Dans les vingt dernières années, une attention accrue a été dirigée vers un phénomène moins commun, soit la densité-dépendance positive, mieux connue sous le nom d'effet Allee. L'un des objectifs principaux de cette recherche était de mieux comprendre les effets de la densité et des facteurs extrinsèques, tels le climat et la prédation, sur une population en déclin de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*). Cette population est située dans le parc provincial de Sheep River en Alberta, et elle est suivie depuis plus de 25 ans, chaque individu étant marqué à l'automne suivant sa naissance.

Cette population montre une faible réponse densité-dépendante négative, qui a seulement été observée sur le tour de poitrine des agneaux mâles. Au contraire, un effet positif marqué de la densité a été observé sur la survie moyenne des agneaux au sevrage ainsi que sur le ratio entre le nombre d'agneaux ayant survécu jusqu'à un an et le nombre de femelles adultes. Ceci est l'une des premières études à montrer des signes d'effet Allee à l'échelle individuelle chez un ongulé. Par contre, l'effet Allee n'a pu être détecté à l'échelle populationnelle, probablement parce que la survie des agneaux a une faible élasticité sur le taux de croissance de la population.

La prédation par le couguar (*Puma concolor*) semble être à l'origine de cet effet Allee. En effet, les épisodes de forte prédation par le couguar ont fait diminuer de façon importante la taille de la population. La prédation ne répondait pas aux changements en densité de mouflons car elle semblait être occasionnée par un seul individu qui se spécialisait sur cette proie. Les résultats montrent que les conséquences négatives de la prédation ne résultent pas uniquement de l'effet direct sur la survie des individus, mais aussi d'un effet indirect. Ainsi, le tour de poitrine des agneaux à l'automne mesurait environ 2 cm en moins, soit une diminution de 3

% par rapport au tour de poitrine moyen, dans les années de forte prédation par le couguar. Étant donné que la survie des agneaux à l'hiver est fortement déterminée par leur tour de poitrine à l'automne, ce résultat suggère un effet indirect de la prédation sur la probabilité de survie des agneaux. Nous expliquons cet effet indirect sur la condition corporelle des individus par des changements comportementaux chez les mouflons soumis à la présence d'un couguar. Afin de fuir le prédateur, les mouflons augmentent probablement leurs déplacements et la fréquence des comportements d'alerte et de vigilance. Ils dépensent ainsi une plus grande quantité d'énergie tout en réduisant le temps disponible pour l'alimentation. Les mouflons semblent également se concentrer dans des habitats de moins bonne qualité du point de vue de la nourriture disponible, mais présentant une meilleure protection contre les prédateurs. Cela diminue donc l'accumulation possible des réserves de gras, qui sont essentielles pour survivre à l'hiver.

Des connaissances sur les effets Allee et des mécanismes qui en sont à l'origine sont essentielles pour une meilleure compréhension de la dynamique des populations de faible densité et des métapopulations. Dans une optique de gestion et de conservation, il importe de ne pas simplement supposer qu'il y a toujours un effet négatif de la densité. De plus, cette étude souligne l'importance de ne pas considérer la prédation uniquement par son effet direct sur la dynamique de population des proies, mais aussi par ses effets indirects plus subtils.

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier mon directeur de recherche, Marco Festa-Bianchet, qui m'a permis de vivre l'expérience de la recherche, avec un projet qui correspondait bien à mes intérêts en écologie, et ma co-directrice, Fanie Pelletier. Marco, je te remercie d'avoir eu autant de patience avec moi, avec mes nombreuses incompréhensions de la base de données qui m'ont fait recommencer plusieurs fois mes analyses...! Merci Fanie de m'avoir montré « comment ça marche un mouflon » sur le terrain, et aussi pour l'aide avec les statistiques et leur support logistique (R), ce qui m'a sauvé beaucoup de temps parfois! Merci à vous deux pour avoir calmé mes quelques frustrations sur le terrain. Merci à tous ceux qui sont passés à Sheep River durant mes deux saisons de terrain, et qui ont rendu mon séjour là-bas aussi inoubliable : Corey, Jonas, Susan, Melanie, Yanick, Franck et particulièrement Alejandro qui a été un super assistant pendant toute une saison. Merci à tous les membres du labo Festa-Bianchet (Élise, Julien, Marie-France, Marco, Melanie, Uriel) pour votre aide mais surtout parce que c'est « ben l'fun » partager le bureau (ou une bière) avec vous! Merci à tous les étudiants gradués d'écologie pour tous ces moments de fous rires, dans ou en dehors de l'université, qui permettent de remettre les idées en place. Un merci spécial au labo Bélisle qui a gentiment accueilli tous les « intrus » d'autres labos, à tous les midis ou presque, et qui a donné lieu à toutes sortes de discussions intéressantes, scientifiques ou non! Et merci particulièrement à François pour ton support et pour m'avoir ramenée sur terre durant mes instants de panique! Je remercie également Sandra Hamel pour son aide avec les données de NDVI. Merci aussi aux membres de mon comité, Marc Bélisle et Dany Garant, pour vos commentaires et suggestions durant les rencontres de comité. Merci à la Fédération canadienne de la faune et au Ministère de l'éducation, du loisir et du sport pour le support financier qui m'a été accordé.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	iii
REMERCIEMENTS.....	v
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES.....	x
INTRODUCTION.....	1
1. Importance de la dynamique des populations	1
1.1. Contexte de l'étude et objectifs généraux.....	3
2. Dynamique des populations de grands herbivores et effets de la densité	5
2.1. Composantes intrinsèques	6
2.1.1 Les effets de la densité-dépendance.....	7
2.1.2. Quand la densité-dépendance est inversée : les effets Allee	9
2.2. Composantes extrinsèques : la stochasticité environnementale	11
2.2.1. Les relations prédateur-proie	12
2.2.2. Les variations climatiques interannuelles	13
2.2.3. La végétation et le climat : deux facteurs indissociables	13
2.2.4. Le climat à l'échelle globale.....	15
3. Objectifs spécifiques.....	19
CHAPITRE I.....	20
Introduction de l'article.....	20

PREDATOR INDUCED ALLEE EFFECT IN A BIGHORN SHEEP	
POPULATION	22
Abstract	23
Introduction	24
Methods	29
Study area, captures and observations	29
<i>Climate</i>	30
<i>Population size</i>	31
<i>Cougar predation</i>	31
<i>Vegetation index</i>	32
Statistical analyses	32
<i>Population dynamics</i>	32
<i>Lamb size</i>	33
<i>Ewe reproductive success</i>	33
<i>Overwinter lamb survival</i>	34
<i>Ewe survival</i>	34
<i>Model selection</i>	35
<i>Time series analysis</i>	35
Results	36
Population dynamics	36
Lamb size	36
Lamb survival	41
Ewe reproductive success	41
Ewe survival	43
Discussion	44
Acknowledgements	49

CONCLUSION	51
-------------------------	-----------

BIBLIOGRAPHIE	54
----------------------------	-----------

LISTE DES TABLEAUX

1. Chest circumference of bighorn lambs adjusted to October 9, 1982 to 2005, Sheep River, Alberta. Parameter estimates in cm are from a linear mixed effects model including mothers' identity and year as random effects. Sample size was 400 lambs born to 130 females..... 38
2. Overwinter survival of 424 lambs born to 137 ewes, from 1981 to 2008, Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, with mother identity and year as random effects..... 42
3. Weaning success of 175 ewes, from 1982 to 2008 (n=932 lambs); Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, including ewe identity and year as random effects 42
4. Reproductive success analysis (recruitment of 1-year-old lamb) of 193 ewes, from 1982 to 2008 (n=1131 ewe/years), Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, including ewe identity and year as random effects. 43
5. Survival analysis of 208 adult bighorn ewes from 1982 to 2005, Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, with year as random effect. 44

LISTE DES FIGURES

1. Taille de la population de mouflons d'Amérique du Parc Provincial de Sheep River, Alberta, définie comme le nombre d'adultes vivants en mars, de 1982 à 2008. 4

2. Taux de croissance *per capita* selon la variabilité en densité pour une population ne montrant pas d'effet Allee (modèle logistique classique ; ligne pleine), avec un faible effet Allee (ligne brisée) et avec un fort effet Allee (ligne pointillée). Ces trois modèles théoriques montrent des signes de densité-dépendance négative à haute densité. 10

3. Carte mondiale du *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI) produite par le calcul du ratio des albédos à différentes longueurs d'ondes dans le spectre de réflectance des plantes, provenant d'images satellites pour une période de 16 jours, à partir du 1^{er} juillet, en 2001. Les différentes couleurs correspondent à différentes valeurs de l'indice. Plus le vert est foncé sur l'image, plus la valeur de l'indice est élevée et plus l'activité photosynthétique est élevée. (Courtoisie de *NASA MODIS Science Team*. Plus de détails disponibles sur <http://modis-atmos.gsfc.nasa.gov/NDVI/>). 16

4. Valeurs du *Pacific Decadal Oscillation* (PDO) en hiver de 1900 à 2008. L'indice hivernal est calculé par la moyenne des valeurs mensuelles du PDO de décembre à avril. Les phases chaudes sont caractérisées par des valeurs positives de l'indice (représentées en jaune) et les phases froides par des valeurs négatives (représentées en rouge). 17

5. **a.** Number of bighorn sheep in March in the Sheep River Provincial Park, Alberta, Canada, 1981 to 2008. The dashed line indicates a decline due to a pneumonia epizootic, while the dotted lines link years with high cougar predation. **b.** Mean lamb survival to weaning (October) in relation to population size, fitted by a polynomial regression. **c.** Proportion of yearlings per adult female in March as a function of population size the previous year. **d.** Population growth rate as a function of population size. 28

6. Population size time series and autocorrelation in the bighorn sheep population of Sheep River Provincial Park, Alberta, Canada. **a.** Linearly detrended population size time series (residuals of regression between population size and year) of log transformed number of sheep in March excluding adult males, 1981 to 2008. **b.** Autocorrelation and Partial autocorrelation (**c.**) of the log transformed number of sheep. In figures b and c, vertical lines longer than the horizontal dashed lines are statistically significant at $\alpha < 0.05$ 37

7. Direct and indirect effects of predation on overwinter survival probability of bighorn lambs, Sheep River, Alberta. The 3 curves are predicted from generalized mixed effects models on overwinter survival and chest circumference, with mother identity and year as random effects. The dashed line is predicted from the model on lamb survival for years of high cougar predation, after taking into account the effect of predation on lamb chest circumference, that is, after adding 2.1 cm on lambs chest circumference. Observed lamb chest circumferences are grouped in 4 classes (means with standard errors), in years of low (open red triangles) and high (open blue circles) cougar predation, from 1981 to 2008. 39

8. Average chest circumference (cm) of male and female bighorn lambs adjusted to October 9, according to the total number of sheep in the

population in March, 1982 to 2005, Sheep River, Alberta. Open blue circles represent males, open red triangles females, and error bars the standard error. Sample size was 400 lambs born to 130 females. 40

INTRODUCTION

1. Importance de la dynamique des populations

L'étude de la dynamique des populations est largement répandue dans des recherches sur plusieurs groupes d'organismes végétaux (Ford, 1981; Smith, 1983) et animaux (Bonenfant et al., 2009; Fowler, 1987; Haddad et al., 2001; Kausrud et al., 2008; Krebs and Myers, 1974; Robinson et al., 1995), puisqu'elle permet entre autres de connaître les tendances démographiques et la viabilité de ces populations (Coulson et al., 2000). En effet, les connaissances qui en sont tirées sont grandement utilisées pour la conservation d'espèces en danger (Sibly et al., 2007) ou pour la gestion des populations fauniques d'intérêt cynégétique (Fowler, 1987; Fowler and Smith, 1981), notamment les grands herbivores. Ces connaissances permettent entre autres une gestion de la chasse durable et le maintien des populations à un niveau stable et non vulnérable. Cela s'avère également primordial dans le contexte des changements anthropiques globaux, qui sont actuellement un des plus grands facteurs susceptibles d'affecter la biodiversité (Darimont et al., 2009; Palumbi, 2001; Sala et al., 2000; Thomas et al., 2004). En effet, de meilleures connaissances sur la façon dont les différents facteurs affectent la dynamique des populations peuvent nous permettre d'anticiper comment les populations répondront face aux changements, et d'appliquer les actions de gestions adéquates afin de minimiser les risques liés à ceux-ci.

Les facteurs affectant la dynamique des populations sont généralement catégorisés comme dépendants et indépendants de la densité (Sinclair and Pech, 1996; Williams et al., 2002). Ces facteurs intrinsèques et extrinsèques occasionnent des fluctuations en taille des populations par des variations dans les taux de survie, de fécondité et de dispersion (Coulson et al., 2000; Fowler, 1987; Pemberton et al., 1996; Post and Stenseth, 1999). Les facteurs dépendants et indépendants de la densité peuvent aussi

affecter simultanément une même population (Coulson et al., 2000; Post and Stenseth, 1999). Différents mécanismes peuvent expliquer l'importance relative de chacun de ces types de facteurs sur la dynamique des populations (Coulson et al., 2000; Putman et al., 1996). Chez les mammifères, l'importance des facteurs dépendants et indépendants de la densité peut varier avec la latitude et l'habitat pour une même espèce (Stenseth et al., 1996, 1998), tandis que cette variation peut être due à des différences dans les paramètres d'histoire de vie entre les espèces (Clutton-Brock et al., 1997) ou à la présence d'activité de chasse dans certaines populations (Fryxell et al., 1991). De plus, il peut y avoir un délai entre les changements en densité ou les variations climatiques et les effets sur la population (Sinclair and Pech, 1996). Par exemple, un délai de 3 ans entre la variation en densité et le changement en taux de recrutement a été documenté chez une population de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Fryxell et al., 1991).

Les effets négatifs de la densité sur la dynamique des populations animales sont variés (Bonenfant et al., 2009; Fowler, 1987). En théorie, lorsqu'une population atteint la capacité biotique du milieu, son taux de croissance diminue et, éventuellement, il cesse d'augmenter car le taux de mortalité augmente et (ou) le taux de reproduction diminue, en raison de la densité-dépendance négative (Dajoz, 2006; Krebs, 2001; Sinclair and Pech, 1996). En effet, la disponibilité des ressources alimentaires ou autres (sites de nidification, abris, etc.) étant limitée, une forte compétition intraspécifique s'installe dans la population (Begon et al., 1996; Krebs, 2001; Williams et al., 2002). Des effets physiologiques de la forte densité peuvent alors être observés chez certains individus, soit au niveau de la condition physique ou du succès reproducteur (Coulson et al., 2000; Fowler, 1987). Chez les grands mammifères, ces réponses sont le plus souvent engendrées par une pénurie de nourriture causée par l'augmentation de la compétition entre les individus (Coulson et al., 2000; Eve and Kellogg, 1977). Les effets de la densité-dépendance négative se font généralement sentir en premier lieu sur les taux de reproduction

ainsi que la survie des juvéniles (Eberhardt, 2002; Fowler, 1987; Gaillard et al., 1998; Gaillard et al., 2000; Putman et al., 1996). Par contre, d'autres facteurs peuvent également causer des effets physiologiques densités-dépendants, comme la susceptibilité aux maladies et aux infestations parasitaires qui s'accroissent aussi de façon importante à haute densité, augmentant subséquemment le taux de mortalité (Eve and Kellogg, 1977). Dans les systèmes où des prédateurs sont présents, le risque individuel de prédation peut également présenter une réponse densité-dépendante (Quinn et al., 2003; Sinclair and Pech, 1996). Néanmoins, il arrive que ce patron général de densité-dépendance soit inversé, c'est-à-dire que dans certaines populations de faible densité, la survie et la qualité des individus augmentent avec la taille de la population, ce phénomène étant connu sous le nom d'effet Allee (Odum, 1953). Malgré que ce phénomène ait fait l'objet de plusieurs études théoriques et expérimentales (Amarasekare, 1998; Boukal and Berec, 2002; Dennis, 1989, 2002; Lande, 1998), il existe très peu d'études empiriques documentant son existence en nature.

1.1. Contexte de l'étude et objectifs généraux

La population de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) étudiée se trouve dans le Parc provincial de Sheep River, en Alberta (50°N, 114°W). Ce parc constitue une aire d'hivernage pour les mouflons, puisqu'il se situe à plus faible altitude que les habitats utilisés en été. Le climat y est donc plus clément, c'est-à-dire que les nombreuses pentes herbeuses y sont maintenues exemptes de neige en raison du chinook durant l'hiver (Festa-Bianchet, 1986; Horejsi, 1976; Wishart, 1958). La population de mouflons qui s'y trouve fait l'objet d'un suivi intensif depuis 1981 et la presque totalité des individus y sont marqués et revus année après année depuis 1985. Des données sur la densité, le taux de croissance de la population ainsi que sur le succès reproducteur des femelles marquées et d'âge connu ont donc été recueillies durant 27 ans. La population est en déclin depuis plusieurs années

(Figure 1), et l'effectif s'élève aujourd'hui à une trentaine d'individus. Dans les débuts de l'étude, une épidémie de pneumonie a causé une première diminution importante dans la taille de la population, mais la situation a commencé à se rétablir immédiatement après cette épizootie (Festa-Bianchet, 1988a). Dans les années subséquentes, des diminutions importantes dans la taille de la population ont été causées par des épisodes de forte prédation par le couguar. En effet, bien que le couguar soit un prédateur présent en permanence sur l'aire d'étude, il se nourrit habituellement d'autres espèces de cervidés aussi abondamment présentes, mais très peu ou pas de mouflons (Ross and Jalkotzy, 1992). Par contre, il arrive qu'un seul

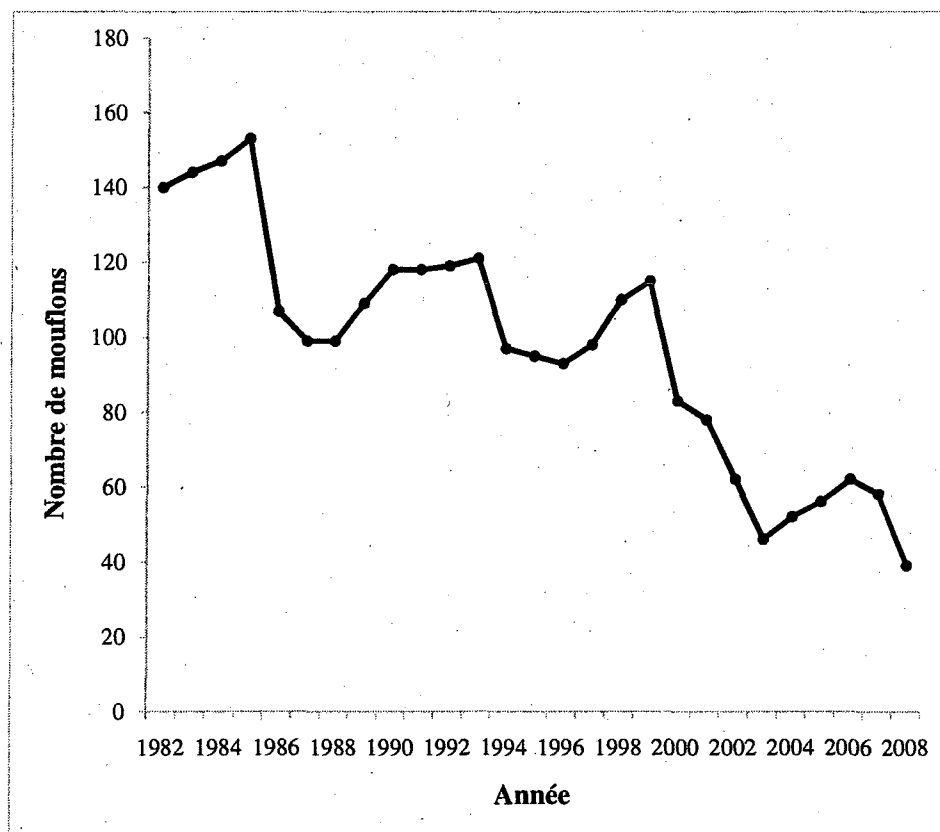


Figure 1. Taille de la population de mouflons d'Amérique du Parc Provincial de Sheep River, Alberta, définie comme le nombre d'adultes vivants en mars, de 1982 à 2008.

couguar change sa technique de chasse pour se spécialiser sur la prédation de mouflons (Festa-Bianchet et al., 2006; Ross et al., 1997). Plusieurs facteurs permettent d'assigner une année de prédation sévère par la couguar comme telle, soit : l'observation de nombreuses attaques de couguar sur les groupes de mouflons, l'observation d'un grand nombre de carcasses de mouflons montrant des signes de prédation par le couguar et des changements comportementaux chez les mouflons, qui augmentent leurs déplacements vers des milieux plus élevés en altitude, à l'extérieur des habitats fréquentés par le couguar (Festa-Bianchet et al., 2006; Pelletier et al., 2006). Depuis le début des années 1990, il y a eu trois épisodes de prédation causés par un couguar spécialisé, soit de 1993 à 1995, de 2000 à 2004 (Festa-Bianchet et al., 2006) et un dernier en 2007 (Fig. 1). Ce déclin rend l'étude d'autant plus intéressante afin de bien comprendre l'importance de chacun des facteurs qui agissent sur sa dynamique, ce qui est essentiel dans une optique de conservation. D'un point de vue global, le but de mon étude est donc de mieux comprendre la dynamique des populations de petite taille, en déterminant l'importance relative des facteurs tels la prédation, la densité et le climat.

Afin de bien positionner la présente étude dans son contexte théorique, la première section de ce mémoire sera consacrée à une revue de littérature sur les fondements théoriques importants à sa compréhension, soit la dynamique des populations de grands herbivores, la densité-dépendance, les effets Allee et le rôle des conditions climatiques sur les variations démographiques. Par la suite, je présenterai les résultats de mes recherches sur la population de Sheep River (Chapitre I) et je terminerai par une synthèse et les implications de l'étude.

2. Dynamique des populations de grands herbivores et effets de la densité

Chez les grands herbivores, la dynamique des populations suit généralement un patron semblable entre les espèces (Fowler, 1987). En effet, leurs dynamiques sont

caractérisées par une faible fécondité (production de 1 ou 2 jeunes par année) et par un taux de survie annuel élevé et peu variable chez les adultes (Gaillard et al., 1998; Gaillard et al., 2000). Le taux de survie des jeunes avant le sevrage et pendant l'hiver est habituellement faible et très variable entre les années (Fowler, 1987; Gaillard et al., 2000). De plus, le taux de survie des mâles est typiquement plus faible que celui des femelles et ce, à tous les stades de vie (Clutton-Brock et al., 1985; Jorgenson et al., 1997; Sauer and Boyce, 1983). L'hypothèse principale expliquant ces différences en viabilité est reliée au mode d'appariement polygyne qui a favorisé un dimorphisme sexuel important, les mâles étant plus gros que les femelles (Clinton and LeBoeuf, 1993; Loison et al., 1999b). En effet, la sélection sexuelle a favorisé les mâles les plus gros pour un meilleur accès aux femelles et à la reproduction (Andersson, 1994). Le taux de croissance des populations de grands herbivores est donc généralement faible et les variations interannuelles dans leur abondance peuvent être causées par la densité-dépendance négative (Bonenfant et al., 2009), à laquelle peuvent s'ajouter les effets de facteurs extrinsèques tel le climat, la prédation, les maladies, l'exploitation ou les changements d'origine anthropique (Gaillard et al., 2000).

2.1. Composantes intrinsèques

Puisque la dynamique des populations est étroitement liée aux variations interannuelles du climat et de la densité, il est difficile de dissocier complètement ceux-ci. Chez plusieurs ongulés, les individus sénescents ainsi que les juvéniles sont plus affectés par de mauvaises conditions climatiques et par une augmentation de la densité de la population que les adultes d'âge primaire (c'est-à-dire de l'âge de la primiparité jusqu'au début de la sénescence) (Bonenfant et al., 2009; Coulson et al., 2001; Fowler, 1987; Sauer and Boyce, 1983). Comme mentionné précédemment, les mâles sont généralement plus affectés par la détérioration des conditions environnementales que les femelles (Fowler, 1987; Gaillard et al., 2001; Loison et

al., 1999a). Des différences dues au sexe ou à l'âge peuvent également être observées quant à la susceptibilité à certains parasites et maladies (Festa-Bianchet, 1991), à la prédation ou à la chasse (Gaillard et al., 2001). La structure d'âge d'une population peut varier avec les changements en densité (Caswell, 2001; Coulson et al., 2004; Festa-Bianchet et al., 2003) et ainsi des populations de grands herbivores de même taille peuvent avoir des dynamiques très différentes dues aux différences en potentiel reproducteur des animaux d'âge différent (Gaillard et al., 2001). Par exemple, il a été montré pour la population de mouflons de Ram Mountain qu'à haute densité, la survie des juvéniles est beaucoup plus faible que celle des femelles adultes (Jorgenson et al., 1997). Cela cause une augmentation du nombre de femelles adultes et sénescents dans les années suivant les années de forte densité (Festa-Bianchet et al., 2003). Or, les femelles sénescents ont une survie et une fécondité moindre comparativement aux femelles adultes (Bérubé et al., 1999; Festa-Bianchet et al., 2003), ce qui a pour effet de diminuer le taux de croissance de la population. Afin de bien comprendre la dynamique d'une population de grands herbivores, il importe donc de dissocier dans les analyses les différentes classes d'âge et de sexe, car chacune comporte ses propres caractéristiques de croissance, de comportement et d'effort de reproduction, qui peuvent mener à différentes réponses face à un stress (Bonenfant et al., 2009; Coulson et al., 2001; Gaillard et al., 2001; Pelletier et al., 2007).

2.1.1 Les effets de la densité-dépendance

La première année de vie d'un grand herbivore est très critique (Linnell et al., 1995) car les juvéniles sont beaucoup plus vulnérables que les adultes aux différents facteurs influençant la population (Gaillard et al., 1998; Jorgenson et al., 1997). Ils sont plus petits et plus faibles, et sont par conséquent des proies beaucoup plus faciles pour les prédateurs (Linnell et al., 1995), en plus d'avoir un accès moins facile aux ressources, étant subordonnés aux individus matures (Clutton-Brock et

al., 1982). Ils ont également un grand besoin en énergie, non seulement afin d'assurer leur croissance mais aussi pour accumuler des réserves de gras suffisantes pour survivre à l'hiver, durant lequel des conditions climatiques difficiles prévalent (Loison et al., 1999c). Par exemple, chez le mouton Soay (*Ovis aries*), les agneaux nés dans les années de haute densité ont une masse inférieure à celle des agneaux nés dans les années de faible densité (Clutton-Brock et al., 1992). Cela influence leur probabilité de se reproduire avec succès lors de leur première reproduction (Clutton-Brock et al., 1996; Coulson et al., 2000).

Après la première année de vie, les effets de la densité-dépendance négative sur la survie des femelles varient également selon le groupe d'âge. La survie des femelles d'un an est affectée par la densité-dépendance négative alors que celle des femelles adultes ou primipares ne l'est généralement pas, ou très peu et seulement à des densités extrêmement élevées (Bonenfant et al., 2009; Catchpole et al., 2000; Festa-Bianchet et al., 2003; Jorgenson et al., 1997; Portier et al., 1998; Putman et al., 1996). Par contre, ces effets ont été peu étudiés chez les femelles sénescences en raison du faible nombre d'individus très âgés, ce qui rend la détection des effets densités-dépendants plus difficile dans cette classe d'âge (Bonenfant et al., 2009).

En plus des effets sur la condition physique et sur les taux de reproduction des grands herbivores, des effets de densité-dépendance négative ont été observés sur les taux d'émigration, les taux de déplacement, la taille des groupes et des territoires, la diète, les stratégies d'alimentation, la durée d'allaitement journalier ainsi que sur le sexe ratio (voir revue par Fowler, 1987). De plus, la forme et la force de la densité-dépendance peuvent varier en fonction de l'écologie et de l'histoire de vie selon les espèces (Bonenfant et al., 2009). Le plus grand potentiel reproducteur des espèces multipares peut générer une réponse densité-dépendante plus forte et moins linéaire dans la reproduction que les espèces unipares en raison

de leur plus grand potentiel de croissance annuelle (Andersen and Linnell, 2000; Bonenfant et al., 2009).

2.1.2. Quand la densité-dépendance est inversée : les effets Allee

Comme nous venons de le voir, selon le concept de densité-dépendance négative, dans un milieu donné une population de faible effectif, loin de la capacité biotique, devrait avoir un fort taux de croissance en raison de la faible compétition intraspécifique (Williams, 2002). Pourtant, dans des populations sauvages ou en laboratoire, il arrive que le scénario inverse se produise à l'intérieur de populations de petite taille, c'est-à-dire que le taux de croissance *per capita* diminue avec la taille de la population, ce dernier pouvant devenir nul ou même négatif (Allee et al., 1949). Dans ce cas, un seuil minimum de densité semble nécessaire au maintien d'une fécondité élevée (Courchamp et al., 2008).

Les conséquences bénéfiques de la présence de congénères sur la performance individuelle furent invoquées par Warder Clyde Allee (1885-1955), il y a plus de soixante ans (Allee et al., 1931, 1949). De nos jours, on réfère à ce phénomène sous le nom de « Effet Allee » (Odum, 1953) (Figure 2). Stephens et al. (1999) définissent l'effet Allee à l'échelle individuelle comme étant une relation positive entre au moins une composante de l'aptitude phénotypique individuelle et le nombre ou la densité des congénères (Effet Allee élémentaire). À l'échelle populationnelle, Courchamp et al. (1999) parlent plutôt d'un scénario dans lequel les populations de faible effectif montrent une relation positive entre leur taux de croissance et la densité, ce qui augmente leur probabilité d'extinction (Effet Allee démographique). Par contre, bien qu'un effet négatif d'une faible densité sur l'aptitude phénotypique d'un individu ait de bonnes chances de se refléter sur le taux de croissance de la population, ce n'est pas toujours le cas, entre autres lorsque l'effet Allee sur une composante de l'aptitude est faible. Ainsi, il est important de

faire la distinction entre les effets Allee de type démographique et élémentaire (Angulo et al., 2007; Courchamp et al., 2008; Stephens et al., 1999).

Dans *Principles of animal ecology* publié en 1949, Allee mentionne un « effet d'agrégation », utilisant l'exemple du Tribolium brun de la farine (*Tribolium confusum*), pour lequel la densité optimale pour un accroissement initial rapide de la population est clairement plus élevée que la densité minimale nécessaire pour que la reproduction soit possible. Dans cet exemple, la fécondité des femelles dans les populations à très faible densité initiale était plus faible que la fécondité des

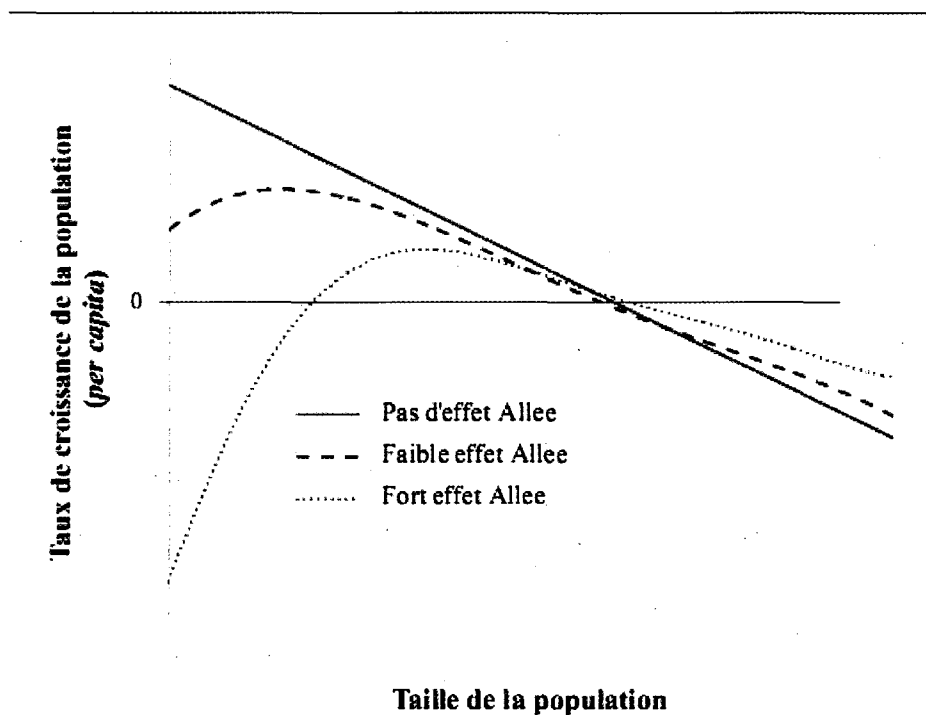


Figure 2. Taux de croissance *per capita* selon la variabilité en densité pour une population ne montrant pas d'effet Allee (modèle logistique classique ; ligne pleine), avec un faible effet Allee (ligne brisée) et avec un fort effet Allee (ligne pointillée). Ces trois modèles théoriques montrent des signes de densité-dépendance négative à haute densité.

femelles dans les populations à densité initiale moyenne, toutes les autres conditions expérimentales étant constantes (la fécondité des femelles diminuait également à très haute densité). De la même façon, la production de graines de la plante *Banksia goodii* est beaucoup plus faible dans les petites populations comparativement aux grandes populations, pour une quantité de ressources disponibles équivalente (Lamont et al., 1993). Les façons dont les individus de certaines espèces bénéficient de la présence de leurs congénères sont variées. L'effet de groupe est défini comme l'ensemble des effets bénéfiques à la fécondité ou à la croissance et il existe plusieurs facteurs pouvant l'expliquer. Parmi ceux-ci, soulignons la difficulté de se trouver un partenaire sexuel (Fowler and Baker, 1991), les stratégies antiprédateurs dont l'efficacité est moindre dans les petits groupes (Rangeley and Kramer, 1998), la résistance aux stress environnementaux et modifications de l'environnement (Berec et al., 2007), le parasitisme (Hassell, 1985), la dépression de consanguinité (Saccheri et al., 1998) et la stochasticité démographique (Bessa-Gomes et al., 2004). L'importance des effets Allee a longtemps été sous-estimée (Stephens and Sutherland, 1999) et beaucoup d'études se sont plutôt penchées sur le phénomène inverse, c'est-à-dire la densité-dépendance telle qu'engendrée entre autres par la compétition intraspécifique (Levitan et al., 1992). Il apparaît maintenant que les effets Allee ont une importance primordiale en dynamique des populations et qu'il faut en tenir compte dans l'étude de toute population de petite taille ou en déclin.

2.2. Composantes extrinsèques : la stochasticité environnementale

Certaines populations peuvent être limitées par des conditions climatiques difficiles (Caughley and Gunn, 1993) ou par la prédation (Gasaway et al., 1992), qui les maintiennent à de faibles densités, ce qui ne permet pas aux processus densité-dépendants d'agir de façon perceptible (Bonenfant et al., 2009). De plus, la stochasticité environnementale peut avoir des effets importants sur les petites populations de mammifères (Festa-Bianchet et al., 2006). Par exemple, des épisodes

de prédation peuvent mener rapidement à l'extinction de petites populations isolées par la fragmentation d'habitat (Kinley and Apps, 2001) et par la philopatrie des femelles, qui colonisent rarement de nouveaux habitats (Festa-Bianchet et al., 2006; Sweitzer et al., 1997). Dans certaines populations de mouflons d'Amérique, la prédation par le couguar (*Puma concolor*) survient de façon imprévisible, possiblement en raison de la spécialisation d'un seul individu (Festa-Bianchet et al., 2006). Dans ces cas, la prédation devient alors le principal facteur affectant la dynamique de la population. La stochasticité opérant dans de petites populations pourrait donc mener à l'extinction de certaines métapopulations (Bonsall and Hastings, 2004).

2.2.1. Les relations prédateur-proie

Dans les systèmes où des prédateurs sont présents, la prédation peut présenter une réponse densité-dépendante (Quinn et al., 2003; Sinclair and Pech, 1996). En effet, lorsque la densité d'une espèce de proie augmente, les prédateurs peuvent répondre à ce changement démographique en augmentant leurs effectifs via une augmentation de la reproduction (réponse numérique) ou en augmentant leur taux de consommation de proies par individu (réponse fonctionnelle) (Krebs, 2001). À très haute densité de la proie, ces deux types de réponses du prédateur atteignent toutefois un plateau, parce que l'atteinte de la satiété et le temps de manipulation limitent le nombre de proies consommées par le prédateur par période de temps et parce que les taux de reproduction du prédateur atteignent les limites imposées par la territorialité et l'interférence (Sinclair and Pech, 1996).

Lorsqu'une espèce de proie ne constitue pas la source principale de nourriture d'un prédateur, et que celui-ci s'alimente sur une deuxième espèce très abondante, la réponse induite par la prédation sur la première espèce est souvent inversement dépendante de la densité (dépendante) et peut causer l'extinction de cette proie dite

secondaire (Seip, 1992; Sinclair and Pech, 1996; Sinclair et al., 1998). Ainsi, des changements dans l'écosystème du désert *Great Basin*, dans le Nevada, ont favorisé l'expansion et l'augmentation du nombre de cerfs muets (*Odocoileus hemionus*), ce qui a permis aux populations de couguars d'augmenter et de se propager davantage (Berger and Wehausen, 1991). Lorsque les populations de cerf ont diminué, les couguars se sont attaqués à des espèces de proies alternatives, provoquant la quasi-extinction des populations locales de porcs-épics (*Erethizon dorsatum*) (Sweitzer et al., 1997).

2.2.2. Les variations climatiques interannuelles

Le climat a des effets sur la démographie des grands herbivores (Putman et al., 1996; Saether, 1997) et il existe souvent des interactions complexes entre les effets du climat et la densité sur le taux de croissance des populations (Coulson et al., 2001; Coulson et al., 2000; Portier et al., 1998). En effet, les conditions climatiques difficiles ont souvent un effet plus important sur le taux de croissance des populations à haute densité (Saether, 1997; Singer et al., 1997). Les facteurs indépendants de la densité peuvent agir de différentes façons sur la dynamique des populations d'ongulés. Par exemple, le climat peut agir sur ces animaux directement par la dépense énergétique accrue pour la thermorégulation et la diminution de l'accès à la nourriture en raison de la neige (Albon and Clutton-Brock, 1988; Gaillard et al., 1993; Hallett et al., 2004) et indirectement, par son effet sur l'abondance, la qualité et la distribution de la nourriture (Albon and Clutton-Brock, 1988; Portier et al., 1998).

2.2.3. La végétation et le climat : deux facteurs indissociables

Le climat et la végétation présentent souvent des interactions complexes (Stenseth et al., 2002). Par exemple, les conditions climatiques en été influencent la qualité et

la disponibilité en nourriture, qui ont un effet sur le taux de fécondité (Forchhammer et al., 1998). Dans les régions tempérées, des conditions hivernales clémentes, permettant l'accès aisé aux ressources nutritives, augmentent la fécondité des femelles (Sæther, 1997). Au printemps, les conditions climatiques affectent aussi directement et indirectement la survie des juvéniles en affectant la croissance de la végétation (Portier et al., 1998). Par exemple, dans une population de mouflons d'Amérique, la survie des agneaux en hiver n'était pas influencée par la météo durant l'hiver mais plutôt par celle durant le printemps précédent, en raison des effets sur la quantité et la qualité de la végétation (Portier et al., 1998). En effet, la disponibilité de végétation de bonne qualité à cette période affecte l'accumulation de réserves de gras et la production de lait des femelles (Portier et al., 1998) qui affecte à son tour la survie néonatale des jeunes ongulés (Sams et al., 1996; Therrien et al., 2008).

L'effet indirect du climat peut également agir sur la phénologie de la végétation, qui affecte la synchronisation entre les besoins en nourriture et l'abondance de nourriture (match-mismatch hypothesis) (Cushing, 1990; Visser and Holleman, 2001). Par exemple, dans les habitats saisonniers, des températures chaudes en hiver et au printemps peuvent accélérer la croissance de la végétation printanière, réduisant la période de qualité nutritive maximale des plantes, tandis qu'un couvert de neige important en hiver peut retarder le début de la croissance de la végétation, ce qui affecte négativement la croissance et la survie des ongulés juvéniles. Les variations spatiales et temporelles de la distribution de la végétation d'un point de vue plus global ont été étudiées par certains scientifiques durant la dernière décennie (Pettorelli et al., 2005; Reed et al., 1994). En effet, l'utilisation de l'imagerie par satellite a permis de mettre au point un indice global de végétation, le *Normalized difference vegetation index* (NDVI) (Reed et al., 1994) (Figure 3). Comme la végétation joue un rôle important sur la distribution et la dynamique des populations d'herbivores, certaines études écologiques ont déjà démontré la

pertinence de l'utilisation du NDVI pour relier la végétation aux variations démographiques des populations animales (Pettorelli et al., 2007; Pettorelli et al., 2005).

2.2.4. Le climat à l'échelle globale

Bien qu'ils soient traditionnellement mesurés localement, les facteurs climatiques peuvent aussi être considérés à grande échelle (Post and Stenseth, 1999; Stenseth et al., 2003). En effet, certains indices globaux du climat sont également associés à la dynamique des populations animales et végétales (Coulson et al., 2001; Forchhammer et al., 2001; Ottersen et al., 2001; Post and Stenseth, 1999; Stenseth et al., 2002). Dans certains cas, ces indices globaux semblent même être de meilleurs indicateurs des processus écologiques que le climat local (Hallett et al., 2004; Post and Stenseth, 1998, 1999). Par exemple, l'oscillation nord-Atlantique (NAO) est l'un des indices climatiques globaux les plus utilisés (Stenseth et al., 2002). L'indice du NAO est fortement corrélé avec les conditions climatiques (précipitations et température) dans le nord de l'Europe et le nord-est de l'Amérique du Nord (Post and Stenseth, 1999; Stenseth et al., 2002). Puisque cet indice représente bien différentes variables climatiques telle la vitesse du vent, les précipitations et la température (Hurrell, 1995) et ce tout au long de l'hiver, par exemple, il représente un bon indicateur de la sévérité des hivers. En Écosse, le NAO est fortement corrélé à la température et aux précipitations en mars, qui sont à leur tour corrélées avec la mortalité chez le mouton Soay (Catchpole et al., 2000). L'incorporation d'un indice climatique global approprié dans les analyses de dynamique des populations peut donc s'avérer très utile, autant dans les situations où l'on connaît bien le rôle de chacune des variables du climat local que dans les situations où ces variables ne sont pas toutes mesurées. Des connaissances sur les variables climatiques locales sont toutefois essentielles afin de comprendre le rôle de chacune d'entre elles, c'est-à-dire de déterminer les mécanismes par lesquels les effets du climat opèrent (Hallett et al., 2004).



Figure 3. Carte mondiale du *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI) produite par le calcul du ratio des albédos à différentes longueurs d'ondes dans le spectre de réflectance des plantes, provenant d'images satellites pour une période de 16 jours, à partir du 1^{er} juillet, en 2001. Les différentes couleurs correspondent à différentes valeurs de l'indice. Plus le vert est foncé sur l'image, plus la valeur de l'indice est élevée et plus l'activité photosynthétique est élevée. (Courtoisie de NASA MODIS Science Team. Plus de détails disponibles sur <http://modis-atmos.gsfc.nasa.gov/NDVI/>.)

La population de mouflons d'Amérique visée par la présente étude étant située dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord, le *Pacific Decadal Oscillation* (PDO) (Ezard et al., 2009; Hare et al., 1999) est probablement l'indice climatique de grande échelle le plus approprié pour cette région (Hebblewhite, 2005). Le PDO est une mesure de la moyenne mensuelle des anomalies résiduelles des températures à la surface de l'eau dans le Pacifique Nord (Mantua and Hare, 2002) (Figure 4). Cet

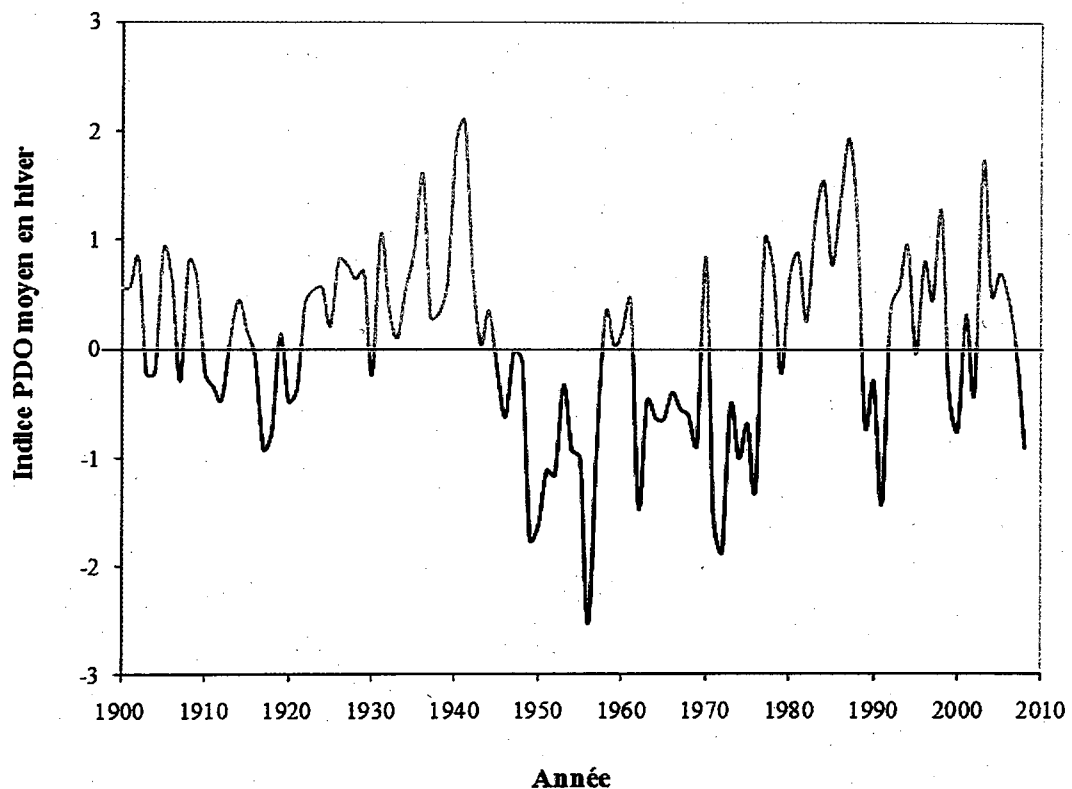


Figure 4. Valeurs du *Pacific Decadal Oscillation* (PDO) en hiver de 1900 à 2008. L'indice hivernal est calculé par la moyenne des valeurs mensuelles du PDO de décembre à avril. Les phases chaudes sont caractérisées par des valeurs positives de l'indice (représentées en jaune) et les phases froides par des valeurs négatives (représentées en rouge).

indice climatique oscille entre une phase chaude et une phase froide sur une période de 20 à 30 ans (Mantua and Hare, 2002; Mantua et al., 1997; Munn, 2002). Dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord, une phase chaude est caractérisée par un climat chaud et sec durant l'hiver, à l'inverse d'une phase froide (Mantua and Hare, 2002; Mantua et al., 1997; Munn, 2002).

Les conditions climatiques prédominantes à différentes périodes de l'année agissent donc directement sur la condition physique des ongulés et sur leur développement (Sæther, 1997). Par conséquent, le climat peut affecter indirectement les traits d'histoire de vie des individus, tel que l'âge de la primiparité, via son effet sur les changements en masse et en croissance (Saether et al., 1996) et ultimement affecter le succès reproducteur à vie (Langvatn et al., 1996). Par contre, il y a souvent une variation géographique dans l'importance des facteurs climatiques sur une espèce : un facteur peut avoir beaucoup d'importance sur une population et peu sur une autre habitant une localisation géographique différente (Albon and Clutton-Brock, 1988; Loison and Langvatn, 1998). Par exemple, en Écosse le mouton Soay et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) sont affectés négativement par des périodes de NAO élevé en hiver, car une augmentation des précipitations (sous forme de pluie) augmente les taux de mortalité en raison de la thermorégulation plus difficile à maintenir pour les juvéniles quand le pelage est mouillé (Catchpole et al., 2000; Milner et al., 1999; Stenseth et al., 2002). Au contraire, en Norvège, les températures plus douces accompagnant un NAO plus élevé en hiver font en sorte que les précipitations tombent plus sous forme de pluie que de neige, ce qui augmente le taux de survie des juvéniles chez le cerf élaphe, en facilitant l'accès à la nourriture (Mysterud et al., 2000; Stenseth et al., 2002). D'autres effets indirects du climat peuvent se manifester via l'écosystème, notamment par l'entremise des proies, prédateurs, et compétiteurs (Stenseth et al., 2002). Par exemple, au Canada, les cycles de population du lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et du lièvre d'Amérique (*Lepus*

americanus) sont affectés par le couvert de neige en hiver qui a un impact sur le succès et le comportement de prédation du lynx (Stenseth et al., 1999).

3. Objectifs spécifiques

Le but de mon étude était de cerner les facteurs climatiques qui affectent cette population de mouflons et de déterminer de quelle façon ces facteurs font varier son taux de croissance. De plus, je devais évaluer le rôle de la densité-dépendance dans la dynamique de cette population. J'ai également testé les effets d'autres facteurs extrinsèques comme la prédation. L'utilisation d'une base de données à long terme est un excellent outil pour comprendre les effets potentiels du climat et de la densité sur une longue période de temps, car les mêmes individus sont observés dans des contextes environnementaux différents. Cela peut également permettre de déceler une éventuelle tendance à long terme. Un autre objectif était de mieux comprendre la dynamique d'une population de faible densité. Bien que le Mouflon d'Amérique ne soit actuellement pas une espèce menacée, cela ne réduit pas la pertinence de cette étude, puisque les connaissances qui en découlent pourront être applicables à d'autres espèces et populations de grands mammifères.

CHAPITRE I

PREDATOR-INDUCED ALLEE EFFECTS IN A BIGHORN SHEEP POPULATION

Introduction de l'article

L'article "Predator-induced Allee effects in a bighorn sheep population" porte sur un aspect rarement observé dans les populations d'ongulés, soit la densité-dépendance inverse ou effet Allee. En effet, les facteurs climatiques ainsi que la densité-dépendance négative sont le plus souvent observés comme ayant un effet important sur la dynamique de ces populations. Cet article examine donc le rôle des ces facteurs sur la démographie d'une population de mouflons d'Amérique marqués et suivie depuis 1981, en plus de l'impact de la prédation par le cougar qui avait été observée dans cette population.

Les travaux présentés dans cet article sont importants pour une meilleure compréhension de la dynamique des populations de petite taille. Ils révèlent aussi l'impact prédominant des événements stochastiques de prédation qui peuvent se déclencher et provoquer un déclin de la population de proie. Cet article se penche également sur les effets indirects de la prédation qui peuvent occasionner différentes réponses comportementales chez une proie, ce qui peut engendrer des effets physiologiques négatifs qui font diminuer la survie des individus. Ces effets ont été explorés chez les agneaux du mouflon puisque des données morphologiques à la capture étaient disponibles pour toute la durée de l'étude.

J'ai participé à l'étude à long terme de la population de Sheep River en ajoutant deux années de données, soit en 2007 et 2008. J'ai utilisé les données disponibles dans la base de données à long terme et rassemblé des informations sur le climat

local et à l'échelle globale ainsi que sur la végétation afin de monter différents modèles pour tester les hypothèses de départ quant au rôle de ces différents facteurs sur plusieurs aspects de la dynamique de population, pour ensuite rédiger l'article. Les Dr Marco Festa-Bianchet et Fanie Pelletier ont dirigé le projet, révisé plusieurs versions de ce manuscrit et ont participé à son amélioration par leurs judicieux conseils. De plus, le Dr Festa-Bianchet est à l'origine de cette étude à long terme puisque il a lui-même commencé à marquer les mouflons de Sheep River dès 1981 et ce, jusqu'à aujourd'hui, ce qui a donné lieu à une base de données impressionnante.

Predator-induced Allee effect in a bighorn sheep population.

Aurélie Bourbeau-Lemieux^{1, 2†}, Marco Festa-Bianchet^{1, 2} and Fanie Pelletier^{1, 3}

¹Département de biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boul. de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1

²Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Pavillon Abitibi-Price, local 1202, Québec, Québec, Canada, G1K 7P4

³Canada Research Chair in Evolutionary Demography and Conservation

[†]Corresponding author : Aurelie.Bourbeau-Lemieux@usherbrooke.ca

Key words : Allee effect, bighorn sheep, predation, cougar, indirect predation effect, population dynamics, ungulates.

Abstract

Classical density-dependence has been reported in several studies of large herbivores. More recently, Allee effects (or inverse density-dependence) have been shown to affect the dynamics of small populations, with important implications for their conservation. The Sheep River population of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in Alberta, Canada, was monitored for 27 years. The population included more than 150 sheep in the early 80's but declined dramatically over 15 years, partly because of several episodes of high cougar predation. The population is now reduced to about a quarter of its original size, but does not show any sign of recovery. We analyzed this long-term data set to look for evidence of density dependence. The body size of male lambs was negatively affected by population size, but all other morphological and demographic parameters that we examined failed to show any negative effect of population size. The number of yearlings per adult female in March increased with population size, as did average lamb survival to weaning. Lamb survival appeared independent of winter and spring weather, and was not affected by the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). Lambs were smaller at weaning in years of high cougar predation, which also reduced overwinter lamb survival and ewe reproductive success. Allee effects, mostly driven by cougar predation, appear to dominate the dynamics of this population. In addition to direct negative effects of predation on population growth, during years of high cougar predation, lambs may suffer reduced growth because mothers are stressed, increase their movement rates as well as increasing vigilance and reducing foraging time. Our findings underline the importance of taking into account Allee effects in the study of population dynamics because they can occur after a stochastic event, in a population that was not previously endangered.

Introduction

Understanding how birth and death rates may vary with population density is crucial to predict change in population size, to identify factors affecting those changes and ultimately to conserve wild populations. The concept of population regulation is based on the assumption that density-dependent processes stimulate population growth at low density and decrease it at high density (Sinclair and Pech, 1996). Over the past few decades, much evidence has accumulated for density-dependence in mammal populations (Bonenfant et al., 2009; Fowler, 1987; Kausrud et al., 2008). Studies of large herbivores have also advanced our understanding of when density-dependence may and may not play an important role in population dynamics (Coulson et al., 2001; Coulson et al., 2008; Saether et al., 2007). Density-dependence is usually the consequence of intraspecific competition: given a limited amount of resources, as the population increases, fewer resources are available per capita (Sinclair and Pech, 1996). This reduction in resources availability can affect individual performance and eventually reduce the population growth rate. Populations should therefore have higher growth rates at low density, when resources are not limiting. Under some circumstances, however, low density can impact negatively population growth (Allee et al., 1949). This phenomenon was first characterised by W. C. Allee, who called it inverse density dependence and explained it by the benefits of the presence of conspecifics at low density (Allee et al., 1931). Nowadays, this form of positive density-dependence is referred as the “Allee effect” (Odum, 1953). A formal definition of this phenomena was proposed by Stephens and Sutherland (1999) as “any component of an individuals’ fitness positively correlated to population density or size”.

Since Allee’s seminal paper, many theoretical studies have investigated the potential for Allee effects (Amarasekare, 1998; Dennis, 1989, 2002; Lande, 1998; Moller and Legendre, 2001), but only a few have documented it empirically in the

wild (Angulo et al., 2007; Courchamp et al., 2000; Kuussaari et al., 1998). The most common mechanism known to induce an Allee effect is the difficulty of finding mates at low density (Boukal and Berec, 2002; Courchamp et al., 1999; Fowler and Baker, 1991; Gascoigne et al., 2009). For example, in the sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) the fertilisation rate of eggs is strongly dependent on the abundance and distribution of sexually mature individuals (Levitan et al., 1992). In the same species, experimental manipulations showed that mean individual reproductive success was much higher when density of males and females was high compared to treatments where density was reduced. Similarly, a study on Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*) reported a reduction in the number of mated females at very low density (Kuussaari et al., 1998).

In gregarious species, the presence of conspecifics can increase protection against predators, improving survival (Krause and Ruxton, 2002). For example, schooling by fishes benefits each individual in the group by reducing predation risk through dilution or predator-confusion effects (Rangeley and Kramer, 1998). Moreover, the probability to detect a predator increases with group size, so that individual vigilance is lower in large groups, allowing more time for foraging and other fitness-enhancing activities (Elgar, 1989; Lima et al., 1999; Quenette, 1990). At low density, individuals in small groups may be forced to adopt more risky behaviours such as continuous feeding despite low collective vigilance. That behaviour may increase individual risk of predation on the short term, even if it improves body condition over the long term (Watson et al., 2007). In highly social species like meerkats (*Suricata suricatta*), individuals feed in groups and each member of the group assumes a sentinel role during the day, watching for predators while others continue to forage (Manser, 1999). Thus, in small groups each member must spend much more time being vigilant to achieve the same degree of protection against predators as in large groups. Because there is an inevitable trade-off between

vigilance and energy intake, mortality rate is higher in small groups as individuals are forced to forage despite higher predation risk (Clutton-Brock et al., 1999).

Understanding the dynamics of small populations and being able to predict the response to a sudden decline is critical for their management and for the conservation of endangered species or isolated populations (Molnar et al., 2008). Large herbivores have been the subject of many studies to evaluate density-dependent and independent factors and their interactions (Coulson et al., 2001; Coulson et al., 2000; Forchhammer et al., 2001; Milner et al., 1999; Saether, 1997). Although classical density dependence has been demonstrated in many studies of large mammals (Bonenfant et al., 2009), little is known about population dynamics at low density.

Most studies of large herbivores suggest that juvenile survival is highly variable between years, while adult survival tends to be high and stable (Gaillard et al., 1998). Survival to one year of age is affected by weather, often indirectly through effects on maternal condition during gestation and lactation and directly through starvation (Albon and Clutton-Brock, 1988; Albon et al., 1987), food availability and quality (Côté and Festa-Bianchet, 2001), maternal care and age (Wilson and Festa-Bianchet, 2009), predation (Festa-Bianchet et al., 2006) and population density (Gaillard et al., 2000). When populations increase, juvenile survival is usually the first vital rate to show evidence of density dependence, while adult survival is either density-independent, or declines only at very high density (Eberhardt, 2002). Hence, it has been suggested that juvenile survival is a crucial component of population dynamics, despite having much lower elasticity (*i.e.* sensitivity to changes in vital rate) than adult survival (Gaillard et al., 2000). When adult female survival does vary, however, it has a dramatic impact on population growth (Coulson et al., 2005; Festa-Bianchet et al., 2006).

Much of the research on the effects of density and weather on population dynamics of large herbivores, however, has been done in areas without predators. Studies of woodland caribou (*Rangifer tarandus*) have reported strong effects of predation in small populations where habitat alterations favoured an increase in number of other ungulates that in turn allowed an increase in predator density (Wittmer et al., 2005a; Wittmer et al., 2005b). The increase in number of predators leads to unsustainable predation on woodland caribou (Wittmer et al., 2005b). Similar predation-induced Allee effects have been reported in island fox (*Urocyon littoralis*) in the California Channel Islands. Invasion by feral pigs (*Sus scrofa*), a primary prey of the golden eagle (*Aquila chrysaetos*), brought a population of golden eagles on islands that were not previously suitable for them because of lack of prey (Roemer et al., 2002). The eagles preyed mostly on feral pigs, which were abundant and little affected by predation, and occasionally on island foxes that were already at low density (Angulo et al., 2007). The number of island foxes eaten by golden eagles and the number of eagles did not vary with fox population size (Angulo et al., 2007). The result was high predation on island foxes, whose population declined after the introduction of feral pigs (Roemer et al., 2001).

Long-term monitoring of marked bighorn sheep (*Ovis canadensis*) at Ram Mountain (Alberta, Canada) provided strong evidence of negative density-dependence in age of primiparity (Festa-Bianchet et al., 1995), lamb survival (Portier et al., 1998) and early growth (Leblanc et al., 2001). In years of high cougar (*Puma concolor*) predation, however, that population declined and predation was not density-dependent (Festa-Bianchet et al., 2006). Here we present evidence of strong Allee effects from another long-term study of a population of bighorn sheep (Sheep River, Alberta, Canada) that declined substantially over the last 15 years (Fig. 5a). In the early 80's, the population exceeded 150 individuals. It was reduced to about 100 individuals by a pneumonia epizootic in 1985-1986 (Festa-Bianchet, 1988a) and then declined during three episodes of cougar predation (Festa-

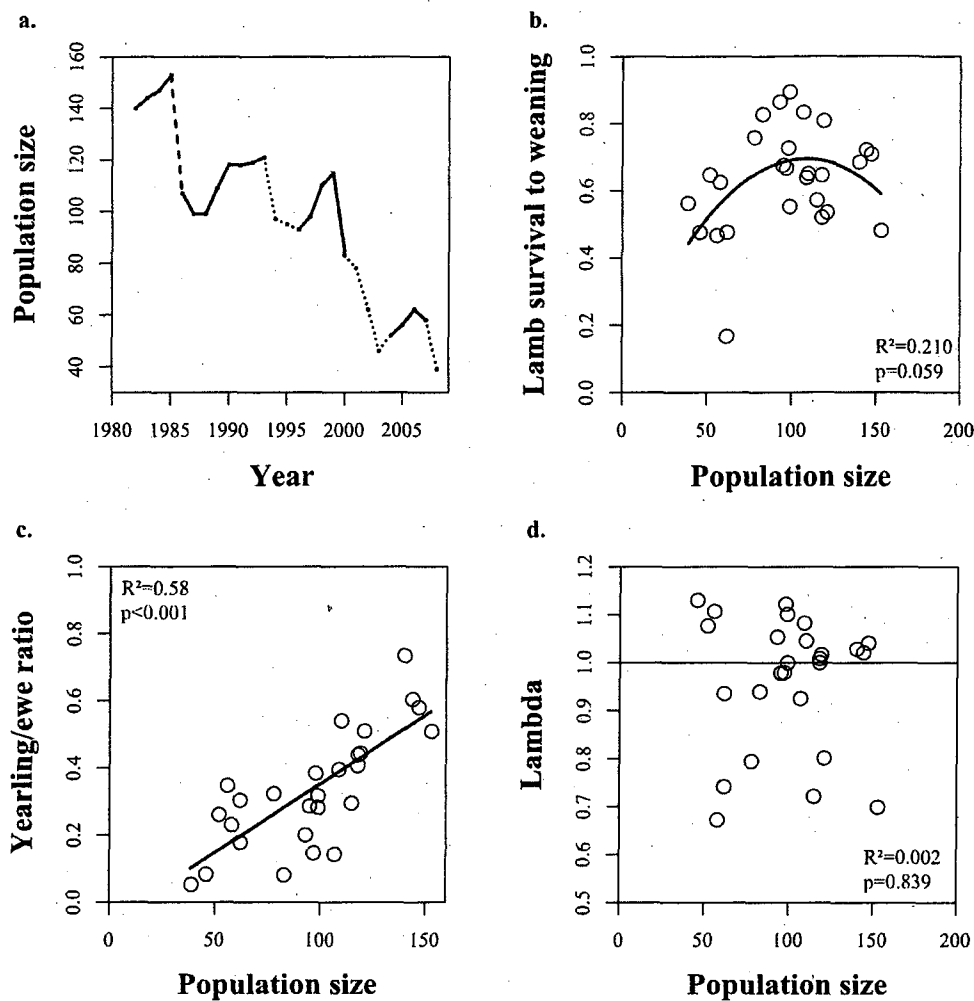


Figure 5. a. Number of bighorn sheep in March in the Sheep River Provincial Park, Alberta, Canada, 1981 to 2008. The dashed line indicates a decline due to a pneumonia epizootic, while the dotted lines link years with high cougar predation. **b.** Mean lamb survival to weaning (October) in relation to population size, fitted by a polynomial regression. **c.** Proportion of yearlings per adult female in March as a function of population size the previous year. **d.** Population growth rate as a function of population size.

Bianchet et al., 2006). Numbers did not recover in years when the population was released from predation pressure. In contrast to findings for the Ram Mountain population, we report here that recruitment generally showed a positive relationship with density over the duration of the study. We explored the relationship between density and population growth rate, by focussing on how lamb survival and ewe reproductive success varied as the population declined, while accounting for weather and vegetation productivity.

Methods

Study area, captures and observations

Our study area is in the Sheep River Provincial Park (50° 40'N, 114° 35'W), on the eastern slopes of the Canadian Rockies in Alberta. The landscape includes a canyon, rolling hills with steep cliffs and grassy slopes. The resident bighorn sheep population has been closely monitored since 1981 (Festa-Bianchet, 1986). Each autumn, lambs aged between 4 and 6 months are captured by chemical immobilization (Festa-Bianchet and Jorgenson, 1985) and marked using unique combinations of coloured plastic ear tags. Since 1985, all resident ewes have been marked and individually recognizable.

In spring, visual observation of the udder was used to score females as lactating or not. Mother-offspring links were assessed by repeated observations of a suckling lamb. Survival was monitored through repeated censuses of the study area. Earlier analyses revealed a resighting probability of 0.97 for adult ewes (Jorgenson et al. 1997; Loison et al. 1999), and no marked lamb not seen as a yearling was ever resighted in later years. Therefore we assumed that all marked lambs that disappeared had died. *Lamb survival to weaning* was the proportion of marked females that were lactating in spring and were accompanied by a lamb in October,

while *lamb survival to one year* was the survival of marked lambs from September to May of the following year. Consequently, the sample for survival to weaning was larger than that for survival to one year. We could not accurately monitor survival to one year of most unmarked lambs, because after weaning they no longer associated with their marked mothers. Lamb survival to weaning is generally low and mostly affected by maternal care and attributes, such as age, when lamb overwinter survival is principally affected by winter severity and negative density-dependence (Gaillard et al., 2000). Between 1982 and 2007, we marked 77% of 616 lambs that survived to weaning. From 1982 to 2005, we measured chest circumference (cm) of 400 lambs (189 males and 211 females) born to 129 ewes, for a yearly sample size ranging from 3 to 45. Body mass (kg) was measured on only 73 lambs because the scale is heavy and is difficult to bring on the field when the capture sites are far from the road. The length of the time series used in analyses varies between analyses because weather data were not available for the last 4 years of the study.

Climate

Weather was considered both at the local and regional scales. Local weather data were collected from the High River meteorological station of Environment Canada (50° 28.800' N, 114° 10.200' W, 40 km SW of the study area). This station was closed in 2006; consequently we do not have weather data after that date. We assessed weather effects on lamb survival to weaning using average temperature (°C) and total precipitation (mm) in winter (December 1 to April 30) and spring (March 1 to June 30) preceding the birth of each cohort. To model the effect of weather on lamb survival to one year, we used temperature and precipitation during the first winter of life.

We used the Pacific Decadal Oscillation (PDO) as a large-scale climatic index (Côté and Festa-Bianchet, 2001; Ezard et al., 2009; Hare et al., 1999). The PDO

switches from a warm to a cool regime over a period of 20 to 30 years. In north-western North America, a warm phase is characterized by warm and dry weather in winter, while a cool phase is the opposite (Mantua and Hare, 2002). PDO data were obtained from the Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean website (<http://jisao.washington.edu>). We used the PDO during the winter while females were gestating, calculated as the average of monthly values from December to April, to evaluate the effect of winter harshness on lamb size and survival.

Population size

Population size was defined as the number of resident sheep alive each year in March (Jorgenson et al., 1997; Loison et al., 1999a), including permanent immigrants. Because >95% of the sheep were marked, population counts were accurate.

Cougar predation

Cougars in the study area generally prey on cervids (Ross and Jalkotzy, 1992). Occasionally, however, an individual cougar specializes on preying on sheep (Festa-Bianchet et al., 2006; Ross et al., 1997). Years of high cougar predation were assessed by evidence on the field, such as observations of attacks and recovery of cougar kills, as reported by Festa-Bianchet et al. (2006). The Sheep River population experienced three episodes of predation by specialist cougars: 1993 to 1995, 2000 to 2004 (Festa-Bianchet et al., 2006) and again in 2007. We coded years with low cougar predation as “0” and years of high predation as “1”.

Vegetation index

Vegetation phenology in spring and summer can affect the growth and survival of juvenile mountain ungulates (Côté and Festa-Bianchet, 2001; Pettoirelli et al., 2007). We used a satellite measurement, the Normalized difference vegetation index (NDVI) to quantify net primary productivity (Pettoirelli et al., 2005). We used the data set produced by the Global Inventory Modelling and Mapping Studies (GIMMS), with a pixel size of 64 km², with two values per month per pixel, on the 1st and the 15th day of the month. To evaluate vegetation phenology in spring, we used three 8 X 8 km pixels for which data were available from 1982 to 2007 (Pettoirelli et al., 2005) and that covered most of the study area. We used the average value of the NDVI maximum increase for the three pixels combined. The NDVI maximum increase is the steepest slope between two consecutive NDVI values in spring (March to July) and is negatively correlated with juvenile growth (Pettoirelli et al., 2007).

Statistical analyses

Population dynamics

To evaluate the effect of population size on population dynamics, we first fitted a broken stick regression, with different thresholds, because there seems to have a threshold in the mean lamb survival at around a hundred individuals in the population (Fig. 5a), but this type of regression was not significant and did not have a good fit to the data. Instead, we fitted a quadratic regression of mean lamb survival to weaning on population size, because at higher densities, the effects of negative density-dependence can start to appear and reduce lamb survival (Portier et al., 1998). We also fitted a linear regression between the ratio of yearlings to adult

ewes in March and population size in March of the previous year, and between population growth rate (λ) and population size.

Lamb size

We adjusted lamb chest circumference to the mean lamb capture date (October 9) with a sex-specific linear regression on capture date. We then examined the effects of environment (NDVI and climate), population size (linear and quadratic) and predation on lamb chest circumference. The strong correlation between chest circumference and mass ($r = 0.90$, $p < 0.001$, $df = 72$) suggests that chest circumference is a good proxy of lamb mass (Pelletier et al., 2005). We measured several lambs from the same mother (see results). To account for potential maternal and other environmental effects, lamb size was analyzed using a linear mixed effects model including maternal identity and year as random effects (Pinheiro and Bates, 2000). Models also included maternal age as a quadratic function, because offspring size increases with maternal age until the onset of senescence (Wilson and Festa-Bianchet, 2009), and lamb sex to account for sexual dimorphism (Leblanc et al., 2001). We tested for an interaction between lamb sex and density, because males are known to be more sensible than females to this factor (Gaillard et al., 2000).

Ewe reproductive success

We analyzed data from 1982 to 2008 for females aged 2 years and older, because the age of primiparity is 2 years old in the study area (Festa-Bianchet et al., 1995). We fitted a generalized mixed effects model with a binomial error structure and a logit link function with female identity and year as random effects. We examined two levels of ewe reproductive success: to weaning (defined by survival of her lamb to October) and to one year (defined by survival of her lamb to the following May).

Overwinter lamb survival

We assessed the influence of chest circumference and sex on overwinter lamb survival using a generalized linear mixed effects model (using a binomial error structure with a logit link function as lamb survival is a binomial trait) including mother identity and year as random effects. Chest circumference data were only available for lambs that survived to weaning. Therefore, we conducted the analysis for the overwinter survival of lambs to include adjusted chest circumference and sex as explanatory variables.

Sampling effort for lactation status in May-June was lower in 2001-2008 than in earlier years, partly because following frequent cougar attacks (Festa-Bianchet et al., 2006), many ewes were not at Sheep River in the spring. When these ewes were sighted in late summer, if they were not accompanied by a lamb we could not determine if they had not given birth or their lamb had died. Of 787 ewe-years for ewes aged 3-13 years in 1982-2000, however, at least 96.7% of them produced lambs. Therefore, for 2001-2008, we assumed that all ewes aged 3-13 years had produced lambs, unless we had evidence that they had not. For those latter years, we also assumed that ewes aged 2 years ($n = 13$ ewe-years, 6.5% of total) and older than 13 years ($n = 16$ ewe-years, 8% of total) did not produce lambs (Festa-Bianchet and King, 2007) unless we had evidence to the contrary, because their numbers were low.

Ewe survival

We fitted a generalized mixed effects model with a binomial error structure and a logit link function to assess adult ewe survival in relation to population size and cougar predation. In this species, previous studies have shown effects of senescence on female survival, therefore we included age as a quadratic function to account for

the decrease in survival with aging for the older individuals (Jorgenson et al., 1997; Loison et al., 1999a). Only year was included as a random effect, as ewe identity was not significant as a random effect. Because we know of only two occurrences of a female that was alive during a specific year but not seen during that year, over 27 years of data and 208 marked ewes, we assumed that the resighting probability was 100%.

Model selection

We used a backward procedure to select best models, based on p values with a significance level of $\alpha=0.05$, starting with a full model of all covariates and relevant second-order interactions (Crawley, 2007a). All statistical analyses were conducted using R version 2.8.1 (R Development Core Team, 2008). The 'lme4' package (version 0.999375-28) was used to fit mixed effects models (Bates et al., 2008). Random effects included in the final models were significant unless stated otherwise. Significance of random effects was assessed using likelihood ratio tests, with the restricted maximum likelihood method (Pinheiro and Bates, 2000).

Time series analysis

We tested for a possible time lag in the effect of population size on population growth rate to have a graphical idea of the pattern, using the autocorrelation function (ACF) and partial autocorrelation (PACF) in R (Crawley, 2007b). For this analysis, we used the log transformed total number of females in the population (to respect the conditions of the analysis). Because of the evident downward trend in the number of sheep in the population since 20 years (Fig. 5a), we used the residuals of regression between population size and year (detrended data) for the time series analyses (see Coulson et al., 2008 for a similar approach).

Results

Population dynamics

Between 1982 and 2008, average lamb survival to weaning had a bell-shaped relationship with population size (Fig. 5b), so that at low population sizes it increased with number of sheep, but at higher population sizes it tended to decrease with increasing number of sheep. The proportion of yearlings per adult female in March was positively correlated with population size over the entire study (Fig. 5c). There was no relationship between population growth rate and population size (Fig. 5d). To evaluate whether there was a time lag between population size at time t and $t-x$, we used autocorrelation analyses. As our time series show a temporal trend (Fig. 5a), we accounted for this effect by using the residuals of the regression of the population size on year to eliminate the temporal effect (Fig. 6a). There was a significant positive autocorrelation and partial autocorrelation at a lag of one year (Fig. 6b,c), indicating that the population size in one year was positively affected by the population size the year before. That relationship suggests no evidence for negative density-dependence.

Lamb size

As expected, lamb chest circumference in autumn was greater for males than for females (Table 1). We also found a positive quadratic effect of maternal age with younger and older females producing smaller lambs (Table 1). Lamb chest circumference was smaller in years with high cougar predation (Fig. 7) and was negatively correlated with population size (the quadratic population size was not significant) (Fig. 8). An interaction between lamb sex and population size suggested that as population size increase male lamb chest circumference decreased, while

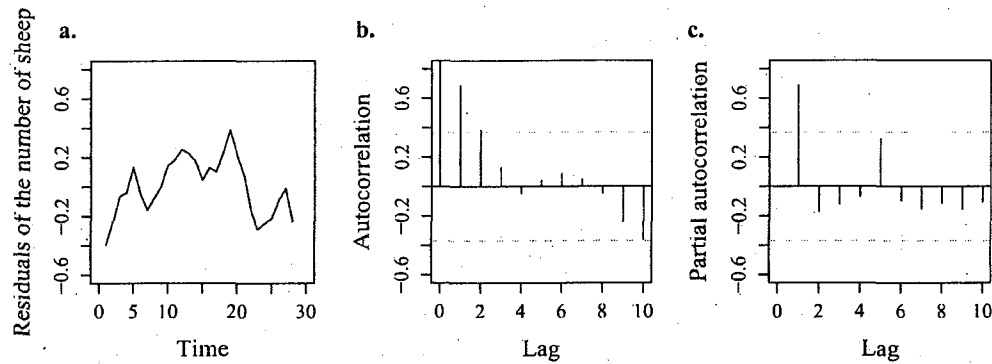


Figure 6. Population size time series and autocorrelation in the bighorn sheep population of Sheep River Provincial Park, Alberta, Canada. **a.** Linearly detrended population size time series (residuals of regression between population size and year) of log transformed number of sheep in March excluding adult males, 1981 to 2008. **b.** Autocorrelation and Partial autocorrelation (**c.**) of the log transformed number of sheep. In figures b and c, vertical lines longer than the horizontal dashed lines are statistically significant at $\alpha < 0.05$.

female size appeared independent of population size (Table 1, Fig. 8). Wet and warm springs had a negative effect on lamb chest circumference. There was no effect of NDVI maximum increase in the previous spring or PDO in the previous winter on lamb size in autumn. Mother identity accounted for 20.0% of the variance ($SD=2.04$, $\chi^2_1=17.14$, $p<0.001$) and year for 4.4% ($SD=0.96$, $\chi^2_1=6.27$, $p=0.012$).

Table 1. Chest circumference of bighorn lambs adjusted to October 9, 1982 to 2005, Sheep River, Alberta. Parameter estimates in cm are from a linear mixed effects model including mothers' identity and year as random effects. Sample size was 400 lambs born to 130 females.

Fixed effects	Estimate	Standard Error	p value
Intercept	86.596	4.855	<0.001
Lamb sex (female)	-7.583	2.263	0.005
Maternal age	2.017	0.285	<0.001
Maternal age ²	-0.115	0.017	<0.001
Cougar predation*	-2.059	0.903	0.010
Population size	-0.061	0.021	0.004
Spring precipitation**	-0.009	0.005	0.035
Mean spring temperature	-1.087	0.379	0.001
Lamb sex (female) X population size	0.049	0.021	0.044

*Years with high cougar predation

**Total precipitation from April to June

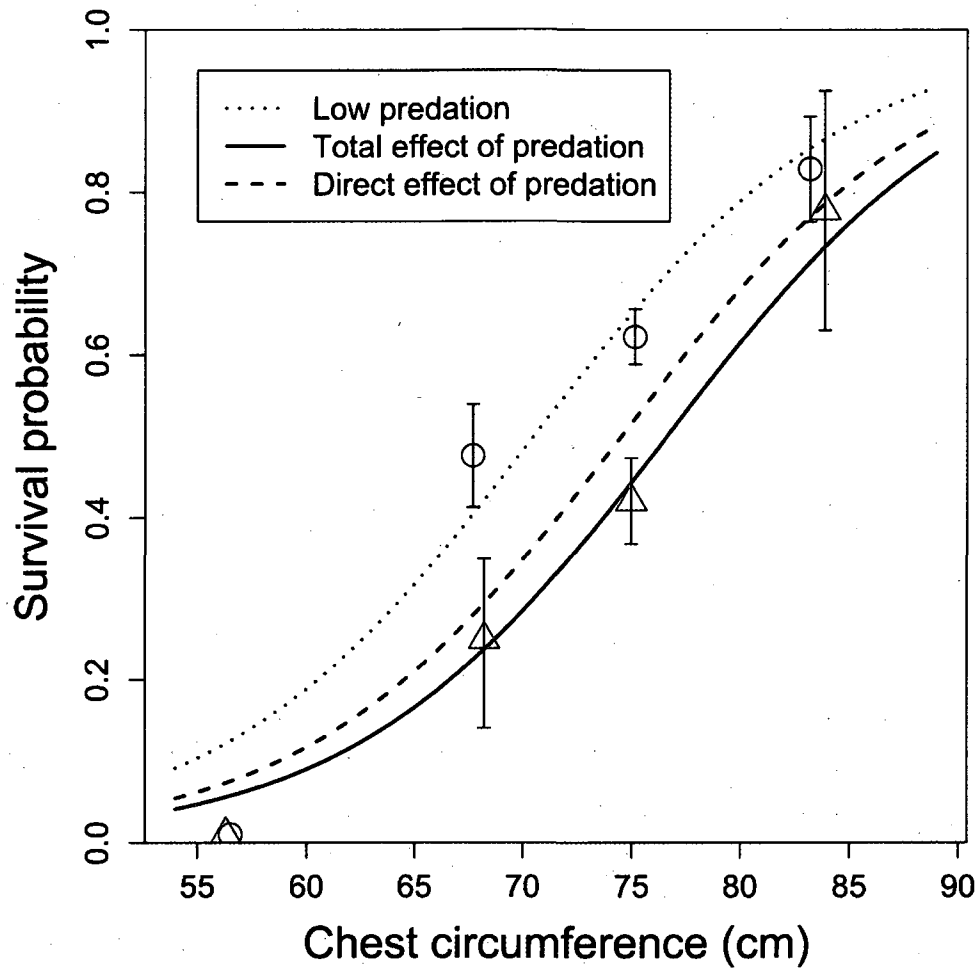


Figure 7. Direct and indirect effects of predation on overwinter survival probability of bighorn lambs, Sheep River, Alberta. The three curves are predicted from general mixed effects models on overwinter survival and chest circumference, with mother identity and year as random effects. The direct effect of predation (dashed line) is predicted from the model on lamb survival for years of high cougar predation, after taking into account the effect of predation on lamb chest circumference (indirect effect of predation). Observed lamb chest circumferences are grouped in 4 classes (mean with standard errors), in years of low (open blue circles) and high (open red triangles) cougar predation, from 1981 to 2008.

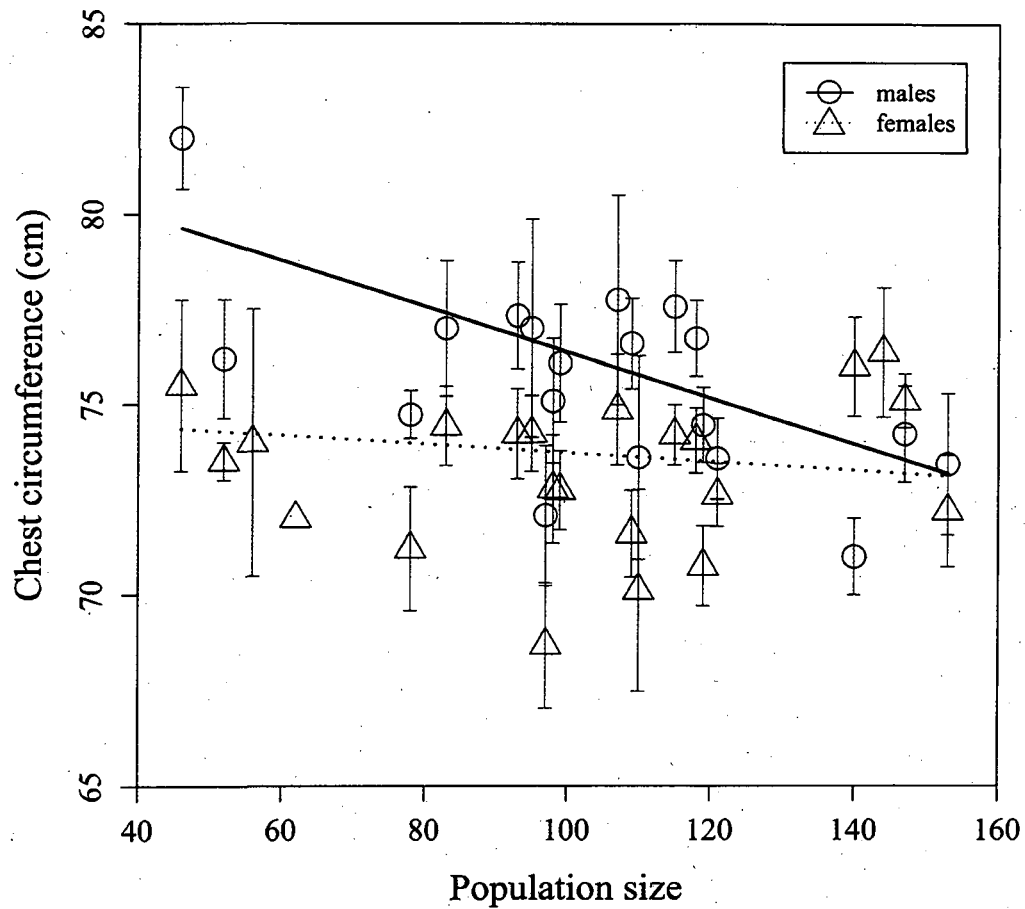


Figure 8. Average chest circumference (cm) of male and female bighorn lambs adjusted to October 9, according to the total number of sheep in the population in March, 1982 to 2005, Sheep River, Alberta. Open blue circles (plain line) represent males, open red triangles females (dotted line), and error bars are the standard error. Sample size was 400 lambs born to 130 females.

Lamb survival

Lamb survival to weaning was low in years of low population size (Fig. 5) and lamb overwinter survival decreased in years of high cougar predation. Mother identity ($SD=0.899$, $\chi^2_1=12.32$, $p<0.001$) and year ($SD=0.747$, $\chi^2_1=8.35$, $p=0.004$) were significant as random effects. Overall, larger lambs had greater survival than smaller ones (Table 2). Because years of high cougar predation were associated with a decrease in lamb chest circumference, as estimated from the model on lamb size (Table 1), it is possible to decompose the effect of cougar predation on lamb survival into its direct effect through predation and its likely indirect effect through reduction in lamb size. We estimated the indirect effect of cougar predation on lamb survival probability by calculating a predicted lamb survival after adding 2.1 cm of chest circumference to each lamb in years of high cougar predation. That calculation assumed that each lamb would have been larger had it been born in a year of no cougar predation. It revealed that for an average-sized lamb in a year of high cougar predation, the indirect effect on survival through smaller chest circumference accounted for about one third of the total decrease of survival (-7% of survival probability), leaving two thirds that appeared directly due to predation (-14% of survival probability) (Fig. 7). Neither maternal age nor lamb sex affected lamb overwinter survival. There were no effects of the PDO, NDVI maximum increase or population size (Analyses not shown).

Ewe reproductive success

Weaning success increased with age before levelling and declining for senescent females (Table 3). Mother identity ($SD=0.498$, $\chi^2_1=6.14$, $p=0.013$) and year ($SD=0.569$, $\chi^2_1=22.25$, $p<0.001$) explained a significant proportion of the variance. The population size, as a quadratic effect, did not affect weaning success of bighorn ewes. There was also a strong quadratic effect of age on the probability that a ewe

would raise a lamb to one year, in addition to a negative effect of cougar predation (Table 4). Mother identity ($SD=0.789$, $\chi^2_1=21.74$, $p<0.001$) and year ($SD=0.553$, $\chi^2_1=36.87$, $p<0.001$) also explained a significant proportion of the variance.

Table 2. Overwinter survival of 424 lambs born to 137 ewes, from 1981 to 2008, Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, with mother identity and year as random effects.

Fixed effects	Estimate	Standard error	p value
Intercept	-9.811	1.993	<0.001
Cougar*	-0.851	0.427	0.046
Chest circumference	0.139	0.027	<0.001

*Years with high cougar predation

Table 3. Weaning success of 175 ewes, from 1982 to 2008 (n=932 lambs), Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, including ewe identity and year as random effects.

Fixed effects	Estimate	Standard error	p value
Intercept	-0.126	0.342	0.712
Ewe's age	0.225	0.088	0.011
Ewe's age ²	-0.013	0.005	0.014

Ewe survival

Ewe survival increased with age, and showed senescence as the effect of age was quadratic. Years of high cougar predation decreased ewe survival, and there was a density-dependent decrease in survival (Table 5). Year explained a significant proportion of the variance ($SD=0.033$, $\chi^2_1=18.77$, $p<0.001$), but mother identity did not ($SD<0.001$, $\chi^2_1<0.001$, $p=0.999$).

Table 4. Reproductive success analysis (recruitment of a 1-year-old lamb) of 193 ewes, from 1982 to 2008 ($n=1131$ ewe/years), Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, including ewe identity and year as random effects.

Fixed effects	Estimate	Standard error	p value
Intercept	-2.532	0.365	<0.001
Age	0.510	0.088	<0.001
Age ²	-0.029	0.006	<0.001
Cougar*	-0.800	0.373	0.033

*Years with high cougar predation

Table 5. Survival analysis of 208 adult bighorn ewes from 1982 to 2005, Sheep River, Alberta. Parameter estimates are from a generalized linear mixed effects model with a binomial distribution and a logit link function, with year as random effect.

Fixed effects	Estimate	Standard error	p value
Intercept	3.362	0.506	<0.001
Ewe's age	0.157	0.071	0.026
Ewe's age ²	-0.017	0.004	<0.001
Population size	-0.012	0.004	0.001
Cougar*	-0.914	0.200	<0.001

*Years with high cougar predation

Discussion

In this article, we examined a 26 years long time series for a bighorn sheep population and found very little evidence for negative density-dependence. On the contrary, we found a strong Allee effect that was most evident as a positive relationship between the number of yearlings per adult female in March and population size. Yearling recruitment per adult ewe decreased dramatically from 73% in the 3 years with the highest population size to 13% in the 3 years with the lowest population size (Fig. 5b). The recruitment of yearlings is important for population growth as their survival is higher and less variable than that of lambs, although lower and more variable than that of adults (Jorgenson et al., 1997). The dynamics of the Sheep River population appeared to be mostly affected by disease and predation, rather than by resource availability, as in the Ram Mountain population (Festa-Bianchet et al., 1995; Portier et al., 1998). Our analyses also underlined both a direct and an indirect effect of high cougar predation on lamb probability of survival.

Our long-term study revealed substantial positive effects of population size on female reproductive success, suggesting a component Allee effect at the individual level (Stephens et al., 1999). As reported in other studies (Courchamp et al., 2008), this component Allee effect did not directly lead to a demographic Allee effect, as there was no correlation between density and population growth rate (Fig. 5c). The link between component and demographic Allee effects can be difficult to establish because of environmental variability and a potential time lag between the two types of Allee effects (Stephens et al., 1999). Our data, however, clearly show an absence of negative density-dependence in population dynamics, even though during our study the population ranged from 39 to 152 sheep. Instead, we found a positive effect of the population size in one year on the population size the following year (that is, a lag of one year), in the direction of an Allee effect. Although we could not detect a demographic Allee effect, the Sheep River population has declined during all but 3 of the past 10 years (Fig 5a) and is now at its lowest level in over 55 years (Horejsi, 1976; Wishart, 1958) and may be headed for extinction.

In gregarious ungulates such as bighorn sheep, predator detection increases with group size (Mooring et al., 2004). Sheep in smaller groups spend more time vigilant, reducing the time spent foraging (Mooring et al., 2004). Large groups also reduce individual predation risk through dilution (Hamilton, 1971). We suggest that the Allee effect we detected was mainly caused by density-independent predation. As the population declined, sheep were constrained into smaller groups (Meldrum and Ruckstuhl, 2009), diminishing both the detection and the dilution effects and increasing the individual risk of cougar predation. Dehn (1990) showed that both detection and dilution play an important role in protection against predators, but the relative importance of detection and dilution effects largely depend on group size. In small groups, vigilance accounts for a major proportion of the individual security compared to dilution, as it is the opposite in large groups. Reproductive status may also influence the time spent vigilant by bighorn ewes (Rieucan and Martin, 2008)

with lactating ewes being more vigilant. In addition to the increased time spent in vigilance in small groups, animals also face a trade-off between food quality and probability of predation in the choice of a foraging patch (Cresswell, 1994; Gilliam and Fraser, 1987; Mukherjee et al., 2009). Individuals may choose a low quality but safer patch over a high quality site where predation risk is higher. The Sheep River area provides a high quality feeding area for bighorn sheep, but in years of high cougar predation, sheep spent less time in this site, and moved to the poorer, high mountainous habitats to the west (Pelletier et al., 2006). Furthermore, sheep spent more time moving to escape cougar predation (Pelletier et al., 2006) instead of staying in the Sheep River Park area, spending more energy and less time foraging.

Lamb size is positively correlated to survival in the Ram Mountain population (Feder et al., 2008; Festa-Bianchet et al., 1997; Portier et al., 1998). At Sheep River, lambs that were larger at weaning also had a higher probability to survive the winter than smaller ones. Consequently, factors affecting lamb size in autumn should affect lamb survival. In addition to the direct effects of predation, recent research suggests that behavioural changes in prey in response to perceived predation risk can have major negative consequences at the individual and population level (Creel and Christianson, 2008). Vigilance can reduce predation risk, but it may also reduce foraging efficiency and increase stress to a point where reproductive success may be compromised (Creel and Christianson, 2008; Creel et al., 2007). At Sheep River, as the population size decreased, reproductive success declined. The lower overwinter survival of marked lambs in years of high cougar predation was likely directly caused by predation. Our long-term monitoring, however, also revealed two apparent indirect effects of predation: low lamb/ewe ratios at weaning and smaller lamb body size. The low lamb/ewe ratio in October cannot be attributed directly to cougar predation, because most ewes in this population spend most of the time between parturition and September in alpine areas, outside the home ranges of cougars (Festa-Bianchet, 1986, 1988b; Ross and Jalkotzy, 1996). Festa-Bianchet

(1988b) specified that the migration to high-elevation summer range is partly an antipredator strategy. Therefore, years of high cougar predation appeared to be characterized by low productivity already by October, even though most cougar predation occurred between October and May (Ross and Jalkotzy, 1996). In addition, lambs were smaller in mid-October in years of high cougar predation. This cannot be due to a cougar preference for larger lambs, as cougars do not select sheep based on their size (Ross et al., 1997) and very little predation had taken place by October. We suggest that the poor reproductive performance in years of high cougar predation is an indirect effect of predation. The lamb chest circumference is 2 cm less in those years, which represents a diminution of approximately 7% in the overwinter survival probability. Similarly, in Yellowstone, progesterone concentrations in elk (*Cervus canadensis*) associated with wolf (*Canis lupus*) recolonization were negatively correlated to calf recruitment (Creel et al., 2007). These changes in progesterone levels suggest that behavioural avoidance of predation involves a cost to reproductive physiology and a negative effect on demography in elk, providing evidence for indirect effects of predation (Creel et al., 2007). As reported in other studies of ungulates (Creel and Christianson, 2008; Creel et al., 2007) sheep probably spent less time foraging and increased their movement rate to avoid predation. These behaviours may reduce lamb mass gain and survival during summer. In addition, in many species of ungulates, group size declines with declining population size, increasing the intensity of the Allee effect, as reported in the endangered mountain caribou (*Rangifer tarandus*) (McLellan et al., 2009).

Years of high cougar predation were easily identifiable because of the very high mortality (see Festa-Bianchet et al., 2006 for details) and the observation of several cougar attacks on sheep groups (Pelletier et al., 2006), but the cause of death of most sheep remained unknown. Nonetheless, our study underlined the importance of cougar predation on lamb survival, a critical component of population dynamics

(Gaillard et al., 2000). Even though it has much lower elasticity than adult survival, temporal variation in juvenile survival is thought to be a key factor in the population dynamics of many populations of large herbivores (Coulson et al., 2005; Gaillard et al., 2000). Hence, low juvenile survival over several years and positive density-dependence prevented our study population from recovering after episodes of disease and of cougar predation. Even though the decline in the Sheep River population was not significantly correlated with population size, adult ewe survival was lower during cougar predation years, which should also have a dramatic impact on population growth rate.

Maternal age positively affected lamb size, until a given point (quadratic), possibly because of improved maternal condition and experience (Bowen et al., 1994; Wilson and Festa-Bianchet, 2009). Prime-aged females may also be more efficient in foraging, producing and delivering milk (Bowen et al., 2001). Older females showed a senescent effect as their lambs were smaller. Although offspring size at weaning is correlated with survival (Sauer and Slade, 1987; Wauters and Dhondt, 1993), maternal age did not sufficiently affect lamb body size to directly affect their survival (Feder et al., 2008; Festa-Bianchet and King, 2007). After taking into account maternal age and lamb size, we found that population size and weather affected lamb growth. We observed a negative effect of population size on the chest circumference of male lambs in autumn, confirming that in sexually dimorphic ungulates, juvenile males are more sensitive than juvenile females to environmental conditions (Clutton-Brock et al., 1985; Feder et al., 2008; Gaillard et al., 2000). Even though males seem to be more sensible to increase in density, we did not find any sexual difference in the effect of weather on body size. Warm temperatures and heavy spring precipitation decreased the size of lambs of both sexes. Weather likely affected lamb development through the combination of an *in utero* effect (Albon et al., 1987; Forchhammer et al., 2001; Kruuk et al., 1999) and a direct one on newborn lambs because of the greater costs for thermoregulation (Albon and

Clutton-Brock, 1988; Weladji and Holand, 2003). For example, Weladji and Holand (2003) found that the North Atlantic Oscillation (NAO) in winter, while reindeer (*Rangifer tarandus*) calves were *in utero*, affected their weaning weight. We found an effect of local weather in late gestation and during early lactation, spring precipitation and temperature having a negative effect on lamb body size in autumn. Forchhammer, Clutton-Brock et al. (2001) also found a negative effect of wet and warm spring on birth weight in Soay Sheep (*Ovis aries*), while Post, Stenseth et al. (1997) found similar results on the body weight of red deer (*Cervus elaphus*) calves. Although it was correlated with local weather in our study area, we did not find an effect of PDO during winter on any fitness component.

The importance of density-dependence and climate in the study of population dynamics of large herbivores has been reported in many studies (Clutton-Brock et al., 1992; Coulson et al., 2001; Coulson et al., 2000; Portier et al., 1998). Our study differed from similar studies in the effect of population density. The dynamics of small (or declining) population can be affected by Allee effects, therefore it is important to take that into account in the management and conservation of populations, especially in the case of endangered species. Direct and indirect predation effects on population dynamics should not be underestimated, since high predation episodes can be unpredictable (Festa-Bianchet et al., 2006).

Acknowledgements

We are grateful to many volunteers and graduate students that have collected data over the years. We thank Sandra Hamel and Mathieu Garel for helping with the NDVI data and Kathreen Ruckstuhl for capturing the lambs in the later years. A. B.-L. was supported by a Canadian Wildlife Federation Grant. M.F.B. is funded via NSERC discovery grant. F.P. is funded via NSERC discovery grant, the Canada

Foundation for Innovation and is holding the Canada Research Chair in Evolutionary Demography and Conservation.

CONCLUSION

Cette étude basée sur des données à long terme a été une opportunité hors du commun de montrer les variations dans la dynamique d'une population d'ongulés, pour une gamme de densités allant de faible à élevée et ayant subi l'influence de différents facteurs extrinsèques. Mon analyse a permis de mieux comprendre les facteurs les plus importants affectant la population de mouflons de Sheep River. Contrairement à plusieurs autres populations d'ongulés (Albon and Clutton-Brock, 1988; Catchpole et al., 2000; Coulson et al., 2001), les facteurs climatiques ne semblent pas avoir une influence de premier ordre sur la dynamique de cette population. Il en va de même pour les processus densité-dépendants (Clutton-Brock et al., 1992; Fowler, 1987; Jorgenson et al., 1997; Sauer and Boyce, 1983), qui n'ont été détectables que sur la croissance des agneaux de sexe mâle. Cela pourrait être dû au fait que la population n'ait jamais atteint des niveaux de densité assez élevés pour s'approcher de la capacité biotique du milieu, et les mâles étant plus sensibles, ils répondent plus rapidement aux changements en densité que les femelles. Par contre, il a été possible de montrer l'influence de la forte prédation par le cougar, dont l'importance a été mieux comprise puisque des effets négatifs indirects sur la survie via la croissance des agneaux ont pu être détectés, en plus des effets directs sur la survie des juvéniles et des femelles adultes. Ce résultat est essentiel pour une meilleure compréhension des facteurs pouvant affecter les populations de faible densité, car il fait ressortir le fait que la réponse de la prédation n'est pas uniquement dépendante de la densité. En effet, cette étude est l'une des premières à montrer un effet Allee (densité-dépendance inverse) causé par la prédation, chez les grands herbivores, ce qui peut avoir des conséquences pour la gestion de ces populations. Il va sans dire qu'une meilleure connaissance des effets Allee aura également une importance en conservation.

Toutefois, les résultats obtenus laissent la porte ouverte à d'autres études puisque ceux-ci ont permis de mettre en lumière certains éléments qui restent partiellement incompris. Par exemple, bien que nous ayons détecté la présence d'un effet Allee important à l'échelle individuelle, nous n'avons pas pu constater la présence d'un effet Allee à l'échelle populationnelle, et ce même si la population montre clairement un déclin important depuis une vingtaine d'années. Ceci reste un problème important à résoudre pour l'avancement dans les connaissances sur la dynamique des populations de faible densité, mais aussi pour la gestion efficace de ces populations. En effet, cette étude a permis de souligner l'importance de s'attarder aux effets de la densité sur les composantes de l'aptitude phénotypique individuelle dans les populations de petite taille, et non pas uniquement à l'échelle populationnelle. Sans quoi, les risques réels qui mèneraient potentiellement à l'extinction d'une population pourraient être sous-estimés, par l'absence observée d'un effet Allee au niveau de la population, alors que cet effet existe au niveau de l'individu. Cela est d'autant plus important d'un point de vue du maintien de la biodiversité globale, en raison des changements anthropiques et climatiques qui ont lieu à l'échelle planétaire et qui causent une augmentation du nombre de petites populations et de métapopulations (Darimont et al., 2009; Palumbi, 2001; Sala et al., 2000; Thomas et al., 2004), dont la survie à long terme pourrait être compromise.

De plus, les résultats de cette étude font ressortir un autre point important dans les connaissances en dynamique des populations animales. En effet, il est reconnu que la survie des juvénile présente une faible élasticité comparativement à celle des femelles adultes (Gaillard et al., 2000). Subséquemment, la survie des juvéniles ne devrait pas avoir un impact important sur le taux de croissance d'une population, contrairement à celle des individus matures. Cependant, il ne faut pas sous-estimer le rôle du recrutement des juvéniles sur le taux de croissance à long terme d'une population, puisque plusieurs années de faible recrutement peuvent ne pas parvenir

à maintenir la taille de la population et provoquer un déclin, tel qu'observé dans cette étude. D'autres études rapportent également l'importance des juvéniles sur le taux de croissance des populations de grands herbivores (Coughenour and Singer, 1996; Gaillard et al., 2000).

Finalement, les résultats obtenus réitèrent l'importance des suivis à long terme des populations puisque ceux-ci permettent l'acquisition de nouvelles connaissances dans plusieurs domaines de l'écologie en plus d'avoir une importance dans la gestion et la conservation de ces populations. De plus, cette étude permet de mieux comprendre les variations interannuelles dans les facteurs qui affectent la démographie, étant donné qu'une population en en bonne condition, c'est-à-dire avec un nombre assez élevé d'individus et qui se maintient dans le temps, peut devenir vulnérable suite à certains changements, comme cela a été le cas dans la population de mouflons de Sheep River suite aux épisodes de prédation par le cougar.

BIBLIOGRAPHIE

Albon, S.D., and Clutton-Brock, T.H. (1988). Climate and the population dynamics of red deer in Scotland. In *Ecological change in the Uplands*, M.B. Usher, and D.B.A. Thompson, eds. (Oxford, Blackwell Scientific Publications), pp. 93-107.

Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H., and Guinness, F.E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects of cohort variation. *J Anim Ecol* 56, 69-81.

Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., and al, e. (1931). *Animal aggregations. A study in general sociology* (Chicago, University of Chicago Press).

Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., and al, e. (1949). *Principles of animal ecology* (Philadelphia, W. B. Saunders).

Amarasekare, P. (1998). Allee effects in metapopulation dynamics. *American Naturalist* 152, 298-302.

Andersen, R., and Linnell, J.D.C. (2000). Irruptive potential in roe deer: density-dependent effects on body mass and fertility. *J Wildl Mgmt* 64, 698-706.

Andersson, M.B. (1994). *Sexual selection* (Princeton, Princeton University Press).

Angulo, E., Roemer, G.W., Berec, L., Gascoigne, J., and Courchamp, F. (2007). Double allee effects and extinction in the island fox. *Conservation Biology* 21, 1082-1091.

Bates, D., Maechler, M., and Dai, B. (2008). lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-28, <http://lme4.r-forge.r-project.org/>.

Begon, M., Mortimer, M., and Thompson, D.J. (1996). *Population ecology : a unified study of animals and plants*, 3 edn (Oxford, Wiley-Blackwell).

Berec, L., Angulo, E., and Courchamp, F. (2007). Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 185-191.

Berger, J., and Wehausen, J.D. (1991). Consequences of a mammalian predator-prey disequilibrium in the Great Basin Desert. *Conserv Biol* 5, 244-248.

Bérubé, C., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80, 2555-2565.

Bessa-Gomes, C., Legendre, S., and Clobert, J. (2004). Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. *Ecology Letters* 7, 802-812.

Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., E., L.L., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., *et al.* (2009). Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41, 300-338.

Bonsall, M.B., and Hastings, A. (2004). Demographic and environmental stochasticity in predator-prey metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 73, 1043-1055.

Boukal, D.S., and Berec, L. (2002). Single-species models of the Allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *Journal of Theoretical Biology* 218, 375-394.

Bowen, W.D., Ellis, S.L., Iverson, S.J., and Boness, D.J. (2001). Maternal effects on offspring growth rate and weaning mass in harbour seals. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 79, 1088-1101.

Bowen, W.D., Oftedal, O.T., Boness, D.J., and Iverson, S.J. (1994). The effect of maternal age and other factors on birth mass in the harbour seal. *Can J Zool* 72, 8-14.

Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation.* (Sunderland, Massachusetts, Sinauer).

Catchpole, E.A., Morgan, B.J.T., Coulson, T.N., Freeman, S.N., and Albon, S.D. (2000). Factors influencing Soay sheep survival. *Journal of the Royal Statistical Society Series C-Applied Statistics* 49, 453-472.

Caughley, G., and Gunn, A. (1993). Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and caribou. *Oikos* 67, 47-55.

Clinton, W.L., and LeBoeuf, B.J. (1993). Sexual selection's effects on male life history and the pattern of male mortality. *Ecology* 74, 1884-1892.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. (1985). Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313, 131-133.

Clutton-Brock, T.H., Gaynor, D., McIlrath, G.M., Maccoll, A.D.C., Kansky, R., Chadwick, P., Manser, M., Skinner, J.D., and Brotherton, P.N.M. (1999). Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68, 672-683.

Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., and Albon, S.D. (1982). *Red deer: behavior and ecology of two sexes* (Chicago, University of Chicago).

Clutton-Brock, T.H., Illius, A.W., Wilson, K., Grenfell, B.T., MacColl, A.D.C., and Albon, S.D. (1997). Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *Am Nat* 149, 195-219.

Clutton-Brock, T.H., Price, O.F., Albon, S.D., and Jewell, P.A. (1992). Early development and population fluctuations in Soay sheep. *J Anim Ecol* 61, 381-396.

Clutton-Brock, T.H., Stevenson, I.R., Marrow, P., MacColl, A.D., Houston, A.I., and McNamara, J.M. (1996). Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *J Anim Ecol* 65, 675-689.

Côté, S.D., and Festa-Bianchet, M. (2001). Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 127, 230-238.

Coughenour, M.B., and Singer, F.J. (1996). Elk population processes in Yellowstone National Park under the policy of natural regulation. *Ecol Appl* 6, 573-593.

Coulson, T., Catchpole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Crawley, M.J., and Grenfell, B.T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292, 1528-1531.

Coulson, T., Ezard, T.H.G., Pelletier, F., Tavecchia, G., Stenseth, N.C., Childs, D.Z., Pilkington, J.G., Pemberton, J.M., Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., *et al.* (2008). Estimating the functional form for the density dependence from life history data. *Ecology* 89, 1661-1674.

Coulson, T., Gaillard, J.M., and Festa-Bianchet, M. (2005). Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 74, 789-801.

Coulson, T., Guinness, F., Pemberton, J., and Clutton-Brock, T. (2004). The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 85, 411-422.

Coulson, T., Milner-Gulland, E.J., and Clutton-Brock, T.H. (2000). The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proc R Soc Lond B* 1454, 1771-1779.

Courchamp, F., Berec, L., and Gascoigne, J. (2008). *Allee effects in ecology and conservation* (Oxford, Oxford University press).

Courchamp, F., Clutton-Brock, T., and Grenfell, B. (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 405-410.

Courchamp, F., Clutton-Brock, T., and Grenfell, B. (2000). Multipack dynamics and the Allee effect in the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Animal Conservation* 3, 277-285.

Crawley, M.J. (2007a). *The R Book* (West Sussex, Wiley).

Crawley, M.J. (2007b). Time series analysis. In *The R Book* (West Sussex, Wiley), pp. 701-729.

Creel, S., and Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 194-201.

Creel, S., Christianson, D., Liley, S., and Winnie, J.A. (2007). Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science* 315, 960-960.

Cresswell, W. (1994). Age-dependent choice of redshank (*Tringa totanus*) feeding location: profitability or risk? *Journal of Animal Ecology* 63, 589-600.

Cushing, D.H. (1990). Plankton Production and Year-Class Strength in Fish Populations - an Update of the Match Mismatch Hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26, 249-293.

Dajoz, R. (2006). *Précis d'écologie*, 8 edn (Paris, Dunod).

Darimont, C.T., Carlson, S.M., Kinnison, M.T., Paquet, P.C., Reimchen, T.E., and Wilmers, C.C. (2009). Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 952-954.

Dehn, M.M. (1990). Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26, 337-342.

Dennis, B. (1989). Allee effects: Population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural resource modeling* 3, 481-538.

Dennis, B. (2002). Allee effects in stochastic populations. *Oikos* 96, 389-401.

Eberhardt, L.L. (2002). A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* 83, 2841-2854.

Elgar, M.A. (1989). Predator Vigilance and Group-Size in Mammals and Birds: A Critical Review of the Empirical Evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64, 13-33.

Eve, J.H., and Kellogg, F.E. (1977). Management implications of abomasal parasites in southeastern white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 41, 169-177.

Ezard, T.H.G., Côté, S.D., and Pelletier, F. (2009). Eco-evolutionary dynamics: disentangling phenotypic, environmental and population fluctuations. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci* 364, 1491-1498.

Feder, C., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., Berube, C., and Jorgenson, J. (2008). Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156, 773-781.

Festa-Bianchet, M. (1986). Seasonal dispersion of overlapping mountain sheep ewe groups. *J Wildl Manage* 50, 325-330.

Festa-Bianchet, M. (1988a). A pneumonia epizootic in bighorn sheep, with comments on preventive management. Paper presented at: Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council (Banff, Alberta, Alberta Fish and Wildlife).

Festa-Bianchet, M. (1988b). Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia* 75, 580-586.

Festa-Bianchet, M. (1991). Numbers of lungworm larvae in feces of bighorn sheep: yearly changes, influence of host sex, and effects on host survival. *Can J Zool* 69, 547-554.

Festa-Bianchet, M., Coulson, T., Gaillard, J.M., Hogg, J.T., and Pelletier, F. (2006). Stochastic predation and population persistence in bighorn sheep. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1537-1543.

Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Côté, S.D. (2003). Variable age structure and apparent density-dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72, 640-649.

Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (1985). Use of xylazine and ketamine to immobilize bighorn sheep in Alberta. *J Wildl Manage* 49, 162-165.

Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Bérubé, C.H., Portier, C., and Wishart, W.D. (1997). Body mass and survival of bighorn sheep. *Can J Zool* 75, 1372-1379.

Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M., and Wishart, W.D. (1995). Life-history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76, 871-881.

Festa-Bianchet, M., and King, W.J. (2007). Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes (*Écoscience*).

Forchhammer, M.C., Clutton-Brock, T.H., Lindstrom, J., and Albon, S.D. (2001). Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *J Anim Ecol* 70, 721-729.

Forchhammer, M.C., Stenseth, N.C., Post, E., and Langvatn, R. (1998). Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc R Soc London B* 265, 341-350.

Ford, H. (1981). The demography of three populations of dandelion. *Biological Journal of the Linnean Society* 15, 1-11.

Fowler, C., and Baker, J.D. (1991). A review of animal population dynamics at extremely reduced population levels. *Rep Int Whal Commn* 41, 545-554.

Fowler, C.W. (1987). A review of density dependence in populations of large mammals. In *Current Mammalogy*, H.H. Genoways, ed. (New York, Plenum Press), pp. 401-441.

Fowler, C.W., and Smith, T.D. (1981). *Dynamics of Large Mammal Populations*, Wiley-Interscience edn (New York, John Wiley & Sons).

Fryxell, J.M., Hussell, D.J.T., Lambert, A.B., and Smith, P.C. (1991). Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. *J Wildl Manage* 55, 377-385.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., and Yoccoz, N.G. (1998). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 58-63.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., and Toïgo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367-393.

Gaillard, J.M., Delorme, D., and Jullien, J.M. (1993). Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 94, 57-61.

Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., and Yoccoz, N.G. (2001). Not all sheep are equal. *Science* 292, 1499-1500.

Gasaway, W.C., Boertje, R.D., Grangaard, D.V., Kelleyhouse, D.G., Stephenson, R.O., and Larsen, D.G. (1992). The role of predation in limiting moose at low-densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildlife Monographs*, 1-59.

Gascoigne, J., Berec, L., Gregory, S., and Courchamp, F. (2009). Dangerously few liaisons: a review of mate-finding Allee effects. *Population Ecology* 51, 355-372.

Gilliam, J.F., and Fraser, D.F. (1987). Habitat Selection Under Predation Hazard: Test of a Model with Foraging Minnows. *Ecology* 68, 1856-1862.

Haddad, N.M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., and Knops, J.M.H. (2001). Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: A field experiment. *American Naturalist* 158, 17-35.

Hallett, T.B., Coulson, T., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., and Grenfell, B.T. (2004). Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430, 71-75.

Hamilton, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31, 295-311.

Hare, S.R., Mantua, N.J., and Francis, R.C. (1999). Inverse Production Regimes: Alaska and West Coast Pacific Salmon. *Fisheries* 24, 6-14.

Hassell, M.P. (1985). Inverse density dependence in a patchy environment: a laboratory system. *Ecological Entomology* 10, 393-402.

Hebblewhite, M. (2005). Predation by wolves interacts with the North Pacific Oscillation (NPO) on a western North American elk population. *Journal of Animal Ecology* 74, 226-233.

Horejsi, B.L. (1976). Suckling and feeding behavior in relation to lamb survival in bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis* Shaw) (Calgary).

Hurrell, J.W. (1995). Decadal Trends in the North-Atlantic Oscillation - Regional Temperatures and Precipitation. *Science* 269, 676-679.

Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Wishart, W.D. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78, 1019-1032.

Kausrud, K.L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J.O., Ostbye, E., Cazelles, B., Framstad, E., Eikeset, A.M., Mysterud, I., Solhoy, T., *et al.* (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature* 456, 93-U93.

Kinley, T.A., and Apps, C.D. (2001). Mortality patterns in a subpopulation of endangered mountain caribou. *Wildl Soc Bull* 29, 158-164.

Krause, J., and Ruxton, G. (2002). *Living in groups* (New York, Oxford University Press).

Krebs, C.J. (2001). *Ecology*, fifth edn (San Francisco, Benjamin Cummings).

Krebs, C.J., and Myers, J.M. (1974). Population cycles in small mammals. In *Advances in ecological research*, A. MacFadyen, ed. (New York, Academic Press), pp. 267-399.

Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Pemberton, J.M., and Guinness, F.E. (1999). Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399, 459-461.

Kuussaari, M., Saccheri, I., Camara, M., and Hanski, I. (1998). Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos* 82, 384-392.

Lamont, B.B., Klinkhamer, P.G.L., and Witkowski, E.T.F. (1993). Population Fragmentation May Reduce Fertility to Zero in *Banksia-Goodii* - a Demonstration of the Allee Effect. *Oecologia* 94, 446-450.

Lande, R. (1998). Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos* 83, 353-358.

Langvatn, R., Albon, S.D., Burkey, T., and Clutton-Brock, T.H. (1996). Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *J Anim Ecol* 65, 653-670.

Leblanc, M., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (2001). Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density. *Can J Zool* 79, 1661-1670.

Levitan, D.R., Sewell, M.A., and Chia, F.S. (1992). How distribution and abundance influence fertilization success in the sea-urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology* 73, 248-254.

Lima, S.L., Zollner, P.A., and Bednekoff, P.A. (1999). Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46, 110-116.

Linnell, J.D.C., Aanes, R., and Andersen, R. (1995). Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildl Biol* 1, 209-223.

Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J.T., and Jullien, J.-M. (1999a). Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80, 2539-2554.

Loison, A., Gaillard, J.-M., Pélabon, C., and Yoccoz, N.G. (1999b). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evol Ecol Res* 1, 611-633.

Loison, A., and Langvatn, R. (1998). Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116, 489-500.

Loison, A., Langvatn, R., and Solberg, E.J. (1999c). Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography* 22, 20-30.

Manser, M.B. (1999). Response of foraging group members to sentinel calls in suricates, *Suricata suricatta*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266, 1013-1019.

Mantua, N.J., and Hare, S.R. (2002). The Pacific decadal oscillation. *Journal of Oceanography* 58, 35-44.

Mantua, N.J., Hare, S.R., Zhang, Y., Wallace, J.M., and Francis, R.C. (1997). A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society* 78, 1069-1079.

McLellan, B.N., Serrouya, R., Wittmer, H.U., and Boutin, S. (2009). Predator-mediated Allee effects in a multi-prey system. *Ecology in press*.

Meldrum, G.E., and Ruckstuhl, K.E. (2009). Mixed-sex group formation by bighorn sheep in winter: trading costs of synchrony for benefits of group living. *Animal Behaviour* 77, 919-929.

Milner, J.M., Elston, D.A., and Albon, S.D. (1999). Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *J Anim Ecol* 68, 1235-1247.

Moller, A.P., and Legendre, S. (2001). Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos* 92, 27-34.

Molnar, P.K., Derocher, A.E., Lewis, M.A., and Taylor, M.K. (2008). Modelling the mating system of polar bears: a mechanistic approach to the Allee effect. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 217-226.

Mooring, M.S., Fitzpatrick, T.A., Nishihira, T.T., and Reisig, D.D. (2004). Vigilance, predation risk, and the allee effect in desert bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management* 68, 519-532.

Mukherjee, S., Zelcer, M., and Kotler, B.P. (2009). Patch use in time and space for a meso-predator in a risky world. *Oecologia* 159, 661-668.

Munn, R.E. (2002). The Earth System: Physical and Chemical Dimensions of Global Environmental Change. In *The Encyclopedia of Global Environmental Change*, R.E. Munn, ed. (New York, Wiley), pp. 773.

Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C., and Langvatn, R. (2000). Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. *J Anim Ecol* 69, 959-974.

Odum, E.P. (1953). *Fundamentals of ecology* (Philadelphia, Saunders).

Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P.C., and Stenseth, N.C. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128, 1-14.

Palumbi, S.R. (2001). Evolution - Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* 293, 1786-1790.

Pelletier, F., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Tuljapurkar, S., and Coulson, T. (2007). The evolutionary demography of ecological change: linking trait variation and population growth. *Science* 315, 1571-1574.

Pelletier, F., Gendreau, Y., and Feder, C. (2006). Behavioural reactions of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) to cougar (*Puma concolor*) attacks. *Mammalia* 70, 160-162.

Pelletier, F., Page, K.A., Ostiguy, T., and Festa-Bianchet, M. (2005). Fecal counts of lungworm larvae and reproductive effort in bighorn sheep, *Ovis canadensis*. *Oikos* 110, 473-480.

Pemberton, J.M., Smith, J.A., Coulson, T.N., Marshall, T.C., Slate, J., Paterson, S., Albon, S.D., and Clutton-Brock, T.H. (1996). The maintenance of genetic polymorphism in small island populations: large mammals in the Hebrides. *Phil Trans R Soc Lond B* 351, 745-752.

Pettorelli, N., Pelletier, F., Von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M., and Côté, S.D. (2007). Early onset of vegetation growth VS rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88, 381-390.

- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J., and Stenseth, N.C. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 503-510.
- Pinheiro, J.C., and Bates, D.M. (2000). *Mixed-effects models in S and S-PLUS* (New York, Springer-Verlag).
- Portier, C., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J.T., and Yoccoz, N.G. (1998). Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *J Zool* 245, 271-278.
- Post, E., and Stenseth, N.C. (1998). Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *J Anim Ecol* 67, 537-543.
- Post, E., and Stenseth, N.C. (1999). Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80, 1322-1339.
- Post, E., Stenseth, N.C., Langvatn, R., and Fromentin, J.-M. (1997). Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proc R Soc Lond B* 264, 1317-1324.
- Putman, R.J., Langbein, J., Hewison, A.J.M., and Sharma, S.K. (1996). Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Review* 26, 81-101.
- Quenette, P.Y. (1990). Functions of Vigilance Behavior in Mammals : A Review. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 11, 801-818.
- Quinn, T.P., Gende, S.M., Ruggerone, G.T., and Rogers, D.E. (2003). Density-dependent predation by brown bears (*Ursus arctos*) on sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 553-562.
- R Development Core Team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org> (Vienna, Austria).
- Rangeley, R.W., and Kramer, D.L. (1998). Density-dependent antipredator tactics and habitat selection in juvenile pollock. *Ecology* 79, 943-952.

Reed, B.C., Brown, J.F., Vanderzee, D., Loveland, T.R., Merchant, J.W., and Ohlen, D.O. (1994). Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science* 5, 703-714.

Rieucou, G., and Martin, J.G.A. (2008). Many eyes or many ewes: vigilance tactics in female bighorn sheep *Ovis canadensis* vary according to reproductive status. *Oikos* 117, 501-506.

Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R., and Faaborg, J. (1995). Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267, 1987-1990.

Roemer, G.W., Coonan, T.J., Garcelon, D.K., Bascompte, J., and Laughrin, L. (2001). Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Animal Conservation* 4, 307-318.

Roemer, G.W., Donlan, C.J., and Courchamp, F. (2002). Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 791-796.

Ross, I.P., and Jalkotzy, M.G. (1992). Characteristics of a hunted population of cougars in southwestern Alberta. *J Wildl Manage* 56, 417-426.

Ross, P.I., and Jalkotzy, M.G. (1996). Cougar predation on moose in southwestern Alberta. *Alces* 32, 1-8.

Ross, P.I., Jalkotzy, M.G., and Festa-Bianchet, M. (1997). Cougar predation on bighorn sheep in southwestern Alberta during winter. *Can J Zool* 75, 771-775.

Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., and Hanski, I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491-494.

Saether, B.E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 143-149.

Saether, B.E., Andersen, R., Hjeljord, O., and Heim, M. (1996). Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology* 77, 1493-1500.

Saether, B.E., Lillegard, M., Grøtan, V., Filli, F., and Engen, S. (2007). Predicting fluctuations of reintroduced ibex populations: the importance of density dependence, environmental stochasticity and uncertain population estimates. *Journal of Animal Ecology* 76, in press.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., *et al.* (2000). Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.

Sams, M.G., Lochmiller, R.L., Qualls, C.W., Leslie, D.M., and Payton, M.E. (1996). Physiological correlates of neonatal mortality in an overpopulated herd of white-tailed deer. *J Mammal* 77, 179-190.

Sauer, J.R., and Boyce, M.S. (1983). Density dependence and survival of elk in northwestern Wyoming. *J Wildl Manage* 47, 31-37.

Sauer, J.R., and Slade, N.A. (1987). Uinta ground-squirrel demography -Is body mass a better categorical variable than age? *Ecology* 68, 642-650.

Seip, D.R. (1992). Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can J Zool* 70, 1494-1503.

Sibly, R.M., Barker, D., Hone, J., and Pagel, M. (2007). On the stability of populations of mammals, birds, fish and insects. *Ecology Letters* 10, 970-976.

Sinclair, A.R.E., and Pech, R.P. (1996). Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos* 75, 164-173.

Sinclair, A.R.E., Pech, R.P., Dickman, C.R., Hik, D., Mahon, P., and Newsome, A.E. (1998). Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology* 12, 564-575.

Singer, F.J., Harting, A., Symonds, K.K., and Coughenour, M.B. (1997). Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 61, 12-25.

Smith, B.H. (1983). Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. II Density-dependent reproduction. *Journal of Ecology* 71, 405-412.

Stenseth, N.C., Bjornstad, O.N., and Saitoh, T. (1996). A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 263, 1117-1126.

Stenseth, N.C., Bjornstad, O.N., and Saitoh, T. (1998). Seasonal forcing on the dynamics of *Clethrionomys rufocanus*: Modeling geographic gradients in population dynamics. *Researches on Population Ecology* 40, 85-95.

Stenseth, N.C., Chan, K.S., Tong, H., Boonstra, R., Boutin, S., Krebs, C.J., Post, E., O'Donoghue, M., Yoccoz, N.G., Forchhammer, M.C., *et al.* (1999). Common dynamic structure of Canada lynx populations within three climatic regions. *Science* 285, 1071-1073.

Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S., and Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296.

Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G., and Adlandsvik, B. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270, 2087-2096.

Stephens, P.A., and Sutherland, W.J. (1999). Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 401-405.

Stephens, P.A., Sutherland, W.J., and Freckleton, R.P. (1999). What is the Allee effect? *Oikos* 87, 185-190.

Sweitzer, R.A., Jenkins, S.H., and Berger, J. (1997). Near-extinction of porcupines by mountain lions and consequences of ecosystem change in the Great Basin Desert. *Conserv Biol* 11, 1407-1417.

Therrien, J.F., Côté, S.D., Festa-Bianchet, M., and Ouellet, J.P. (2008). Maternal care in white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food restriction. *Animal Behaviour* 75, 235-243.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., *et al.* (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.

Visser, M.E., and Holleman, L.J.M. (2001). Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268, 289-294.

Watson, M., Aebischer, N.J., and Cresswell, W. (2007). Vigilance and fitness in grey partridges *Perdix perdix*: the effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. *Journal of Animal Ecology* 76, 211-221.

Wauters, L., and Dhondt, A.A. (1993). Immigration pattern and success in red squirrels. *Behav Ecol Sociobiol* 33, 159-167.

Weladji, R.B., and Holand, O. (2003). Global climate change and reindeer: effects of winter weather on the autumn weight and growth of calves. *Oecologia* 136, 317-323.

Williams, B.K., Nichols, J.D., and Conroy, M.J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations. Modeling, Estimation, and Decision Making.* (San Diego, Academic Press).

Wilson, A.J., and Festa-Bianchet, M. (2009). Maternal effects in wild ungulates. In *Maternal effects in mammals*, D. Maestripieri, and J.M. Mateo, eds. (Chicago, The university of Chicago Press), pp. 83-103.

Wishart, W.D. (1958). *The bighorn sheep of the Sheep River Valley* (Edmonton, University of Alberta), pp. 66.

Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Seip, D.R., J. A. Young, Kinley, T.A., Watts, G.S., and Hamilton, D. (2005a). Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83, 407-418.

Wittmer, H.U., Sinclair, A.R.E., and McLellan, B.N. (2005b). The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 114, 257-267.